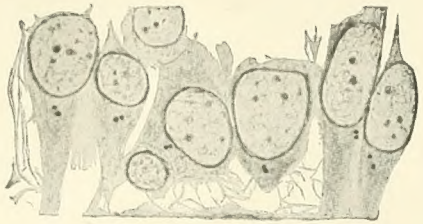
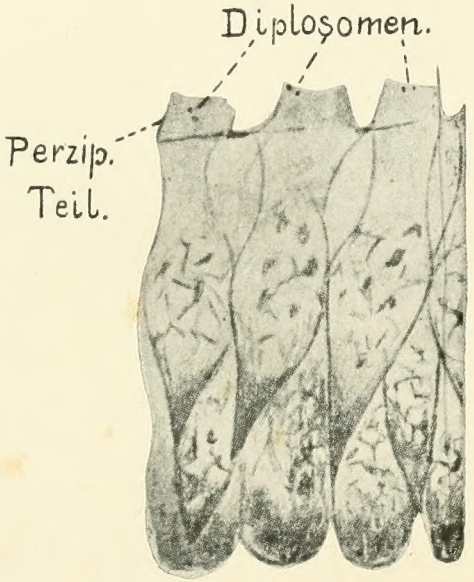
MBL/WHOI
0 0301 0029719 8

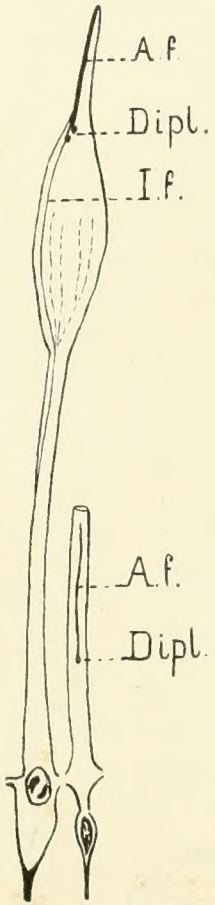


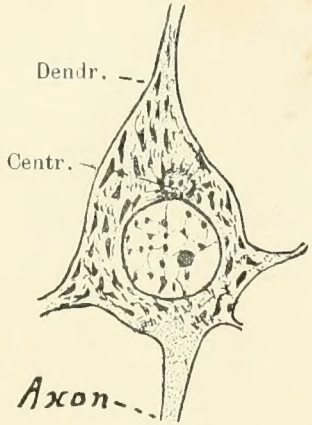
Diplosomen in der fibrillogenen Zone von Neuroblasten n. HELD.



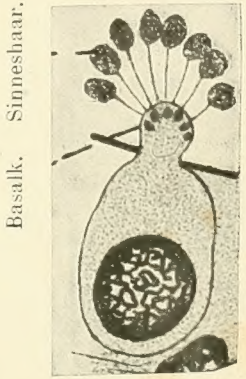
Retina eines Lachsembryo's n. FÜRST.

Retinazellen von Blennius n. KOLMER.

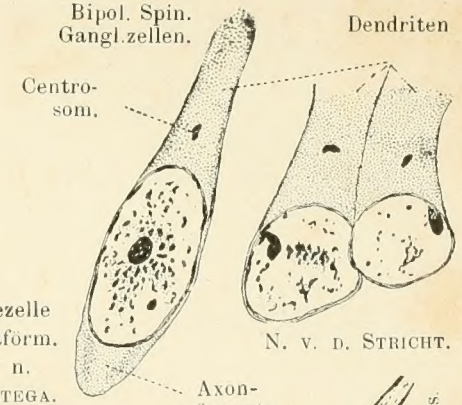




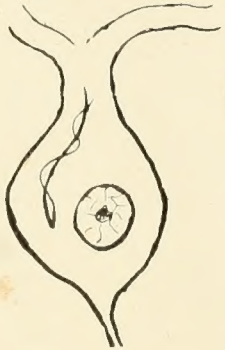
Pyr.zelle n. HATAÏ.

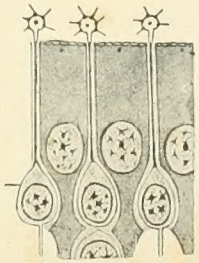


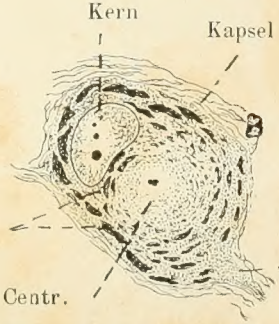
Saccuszelle n. DAMMERMAN.



Purkinjezelle m. drahtförm. Centr. n. RIO HORTEGA.







Zur Geschichte des Centrosoms.

VERGLEICHENDE ANATOMIE DES NERVENSYSTEMS.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

Vergleichende Anatomie des Nervensystems

VON

C. U. ARIËNS KAPPERS

UND

Æ. B. DROOGLEEVER FORTUYN.

ZWEITER TEIL.

HAARLEM
DE ERVEN F. BOHN
1920.

925
K36
v. 2 pt. 1

DIE VERGLEICHENDE ANATOMIE DES NERVENSYSTEMS DER WIRBELTIERE UND DES MENSCHEN

VON

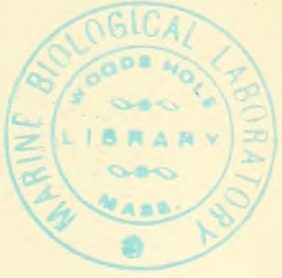
DR. C. U. ARIËNS KAPPERS

Direktor des holländ. Zentral-Institutes f. Hirnforschung, Amsterdam.

I. ABSCHNITT:

DIE HISTOLOGISCHEN ELEMENTE UND DEREN ANORDNUNG; VERGLEICHENDE ANATOMIE DES RÜCKENMARKES UND DER MEDULLA OBLONGATA.

Mit 326 Figuren im Text und 3 farbigen Tafeln.



HAARLEM
DE ERVEN F. BOHN
1920.

M309(3)

VORWORT.

Veranlassung zum Erscheinen dieses Buches war der Wunsch des Verfassers, eine möglichst genaue Darstellung von dem zu geben, was bis jetzt von der vergleichenden Anatomie des Nervensystems bekannt ist.

Viele Forscher haben auf diesem Gebiete Untersuchungen angestellt und Beiträge geliefert, welche unser Wissen erweitert haben.

Indessen waren es immer nur wenige, welche — dem Beispiel Edinger's folgend — versuchten das Gefundene im Rahmen des Ganzen zu deuten.

Dies läßt sich verstehen, weil viele Jahre des Studiums notwendig sind, um einen Überblick über das Ganze zu bekommen. Auch hat nicht jeder Untersucher die Zeit, alle Stadien zu erforschen, welche der Entwicklung des von ihm Wahrgenommenen vorangehen und folgen, viel weniger noch dazu die Gelegenheit, die Bedeutung seines speziellen Thema's in dem Ganzen zu sehen.

Doch ist letzteres notwendig, weil — wie überall — auch im Nervensystem die Teile einander beeinflussen, und gerade dieser gegenseitige Einfluß manchmal das Interessante ist, weil er uns den kausalen Verband der Strukturen — ein noch kaum kultiviertes Gebiet — erkennen läßt.

Gerade dieser Kausalverband ist dasjenige, was uns interessieren muß.

In dem Wechsel der Formen die Gesetze kennen zu lernen ist das Ziel der Wissenschaft.

In der Hirnanatomie sind wir noch weit davon entfernt, dieses Ziel erreicht zu haben, doch scheint das wenige, was wir jetzt davon wissen, mit Bestimmtheit darauf zu deuten, daß die strukturellen Gesetzmäßigkeiten große Analogien aufweisen mit solchen, welche in der Psychologie bekannt sind.

Diese Erkenntnis ist um so wertvoller, als sie nicht a priori angenommen sondern a posteriori gefunden wurde, und weil wir dadurch nicht nur die Einheit des Ganzen besser verstehen sondern auch die die Psychismen begleitenden (biologischen) Prozesse unserm Verständnis näher gerückt werden.

Will man die allgemeinen Eigentümlichkeiten des Nervensystems kennen lernen, dann ist es notwendig, über ein großes Material von Tat-

sachen zu verfügen — namentlich über vielerlei Formen, weil — ebenso wie in der Mathematik — auch hier für die Lösung vieler unbekannter Faktoren mehrere Gleichungen notwendig sind.

Gerade deshalb wird der vergleichenden Anatomie des Nervensystems für diesen Zweck immer mehr Platz eingeräumt werden.

Aus diesem Grunde wird sie sich nicht auf den Menschen und die Wirbeltiere beschränken können, sondern muß sie auch die vielförmige Abteilung der Wirbellosen in ihren Plan aufnehmen.

Daher bat ich Herrn Droogleever Fortuyn — den Zoolog-Histologen der Leydener Universität, früheren Assistenten des Zentral-Institutes für Hirnforschung — dasjenige zu sammeln, was auf dem Gebiete des Nervensystems der Wirbellosen bekannt ist.

Er hat dieser Bitte Folge geleistet in einer diesem Buche vorangehenden Arbeit, welche als Teil I des gesamten Werkes zu betrachten ist. Außerdem bin ich Herrn Droogleever Fortuyn verpflichtet für manche histologischen Daten für das erste Kapitel meines Buches.

Auch meine anderen früheren und jetzigen Mitarbeiter und Schüler finden die Früchte ihrer Arbeit in diesem Buche wieder.

Daß ich dabei nicht unterlassen habe, der Arbeit anderer Autoren das Recht widerfahren zu lassen, auf welches sie Anspruch machen können, wird deutlich aus dem Inhalt und dem Register dieses Buches hervorgehen.

Unserem Minister für Unterricht, Kunst und Wissenschaft — Excellenz Dr. J. Th. de Visser — bin ich zu großem Dank verpflichtet für das finanzielle Entgegenkommen der Regierung, wodurch die Herausgabe dieses Buches — ein schwieriges und kostspieliges Unternehmen in diesen Zeiten — stattfinden konnte.

Den Präparatoren des Institutes, Fräulein I. Ketjen, Fräulein A. M. H. de Lange, Herrn T. Brouwer und Fräulein C. Roozemeyer — deren Serien den Plan dieses Buches ermöglichten — sowie Herrn Chr. Blassopoulos, dessen Künstlerhand die meisten Zeichnungen anfertigte, bin ich ebenfalls zu großem Dank verpflichtet

Herrn Dr. E. van 't Hoog bin ich sehr verbunden für die genaue Darstellung des Sach- und Autorenregisters.

Schließlich ein Wort des Dankes an die Verleger, die Firma Erven F. Bohn, Haarlem, welche mir — wie bei der Herausgabe der Folia Neurobiologica — immer das größte Entgegenkommen zeigten.

Ruurlo, 4 August 1920.

C. U. Ariëns Kappers.

INHALT.

EINLEITUNG . . . . . S. 1

ERSTES KAPITEL. TEIL I.

DIE HISTOLOGIE DES NERVENSYSTEMS . . . . . „ 5

Die Morphologie der nervösen Elemente . . . . . „ 5

Die innere Struktur der Ganglienzellen und deren Ausläufer (siehe auch Addenda) . . . . . „ 23

Die Verknüpfungen der nervösen Elemente untereinander; Zentralorgane . . . . . „ 30

Die Verbindungen der Zentralorgane mit der Peripherie . . „ 34

Das Hüllgewebe der Zentralorgane . . . . . „ 41

Das Hüllgewebe der peripheren Nerven und ihre Rolle bei der Nervenbildung . . . . . „ 49

Das Bindegewebe der peripheren Nerven . . . . . „ 53

ERSTES KAPITEL. TEIL II.

Die Faktoren, welche den Bau und die Verbindung der Neuronen bedingen . . . . . „ 55

Die Lehre der Neurobiotaxis. Die Selektivität in den interneuronalen Verbindungen. Die Verwandtschaft zwischen psychologischen und anatomischen Gesetzen . . . . . „ 60

Vergleichung der Neurobiotaxis mit andern Prozessen von Taxis und Tropismus (siehe auch Addenda) . . . . . „ 65

Monoaxonismus und Polydendritismus . . . . . „ 68

Die Selektivität der neurobiotaktischen Prozesse in Übereinstimmung mit psychologischen Gesetzen . . . . . „ 70

Leitungsverbesserungen während der Phylogenese . . . . „ 73

Die Synaps . . . . . „ 75

Die Markumscheidung der Achsenzylinder . . . . . „ 77

Literatur zum ersten Kapitel . . . . . „ 81

ZWEITES KAPITEL.

DIE VERGLEICHENDE ANATOMIE DES RÜCKENMARKES . . . . . „ 98

Das Rückenmark von Amphioxus . . . . . „ 99

Das Rückenmark der Zyklostomen . . . . . „ 112

Das Rückenmark der Plagiostomen . . . . . „ 121

Das Rückenmark der Ganoïden und Teleostier. . . . . „ 133

Das Rückenmark der Amphibien . . . . . „ 145

8157

Das Rückenmark der Reptilien . . . . . S. 157
Das Rückenmark der Vögel . . . . . „ 166
Das Rückenmark der Säuger . . . . . „ 182
Die nicht nervösen Bestandteile des Rückenmarkes bei den Säugern und dessen Hüllen . . . . . „ 224
Überblick über die Organisation und progressive Entwicklung des Rückenmarkes . . . . . „ 228
Amphioxus . . . . . „ 228
Zyklostomen . . . . . „ 229
Plagiostomen . . . . . „ 230
Teleostier . . . . . „ 231
Amphibien . . . . . „ 234
Reptilien . . . . . „ 235
Vögel . . . . . „ 237
Säuger . . . . . „ 239
Literatur zum zweiten Kapitel . . . . . „ 245

DRITTES KAPITEL.

Die Medulla Oblongata . . . . . „ 266
Allgemeines über ihre Form und Einteilung . . . . . „ 266
Das sensible System der Oblongata. Die Branchialnerven . . „ 269
Amphioxus . . . . . „ 271
Die sensible Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis. Der Geschmack . . . . . „ 274
Die sensiblen Branchialnerven der Zyklostomen . . . . . „ 279
Die sensiblen Branchialnerven der Plagiostomen (s. auch Addenda) „ 281
Die sensiblen Branchialnerven der Teleostier . . . . . „ 284
Die sensiblen Branchialnerven der Amphibien . . . . . „ 293
Die sensiblen Branchialnerven der Reptilien . . . . . „ 298
Die sensiblen Branchialnerven der Vögel . . . . . „ 301
Die sensiblen Branchialnerven der Säuger . . . . . „ 305
Diskussion der peripheren Geschmacksleitung in Bezug auf den Trigeminus . . . . . „ 313
Der Nervus Trigeminus . . . . . „ 316
Die Homologie des Trigeminus bei Amphioxus . . . . . „ 318
Der Trigeminus der Zyklostomen . . . . . „ 319
Der Trigeminus der Plagiostomen . . . . . „ 321
Der Trigeminus der Teleostier. . . . . „ 323
Der Trigeminus der Amphibien . . . . . „ 326
Der Trigeminus der Reptilien . . . . . „ 327
Der Trigeminus der Vögel . . . . . „ 331
Der Trigeminus der Säuger . . . . . „ 335
Überblick über die Entwicklung der Branchialnerven und deren zentrale Verbindungen . . . . . „ 345
Literatur zum dritten Kapitel . . . . . „ 352

VIERTES KAPITEL.
Das Octavus- und Lateralissystem . . . . . S. 363
Allgemeines . . . . . „ 363
Das Lateralis- und Octavussystem der Zyklostomen . . . . „ 370
Das Lateralis- und Octavussystem der Plagiostomen . . . . „ 374
Das Lateralis- und Octavussystem der Ganoïden und Teleostier „ 382
Das Lateralis-und Octavussystem der Amphibien . . . . . „ 392
Das Octavussystem der Reptilien . . . . . „ 398
Das Octavussystem der Vögel . . . . . „ 404
Das Octavussystem der Säuger . . . . . „ 414
Überblick über den Bau und die Verbindungen der Octavus- und Lateralisorgane . . . . . „ 434
Die wichtigsten Gehörstheorien . . . . . „ 441
Literatur zum vierten Kapitel . . . . . „ 443
FÜNFTES KAPITEL.
Das effektorische System der Medulla Oblongata (und des Mittelhirns) . . . . . „ 449
Die motorischen Wurzeln und deren Kerne . . . . . „ 449
Die Kopfmuskulatur von Amphioxus und ihre Homologa bei den Kranioten . . . . . „ 450
Das motorische System der Zyklostomen . . . . . „ 456
(Das motorische System der Myxinoïden) . . . . . „ 461
Das motorische System der Plagiostomen . . . . . „ 463
Das motorische System der Ganoïden und Teleostier . . . „ 471
Das motorische System der Amphibien . . . . . „ 486
Das motorische System der Reptilien . . . . . „ 489
Das motorische System der Vögel . . . . . „ 501
Das motorische System der Säuger . . . . . „ 513
Überblick über das motorische Sytem der Oblongata und des Mittelhirns . . . . . „ 554
Literatur zum fünften Kapitel . . . . . „ 562
SECHSTES KAPITEL.
Das koordinatorische System der Oblongata und des Mittelhirns „ 572
A. Die retikulären Kerne. . . . . „ 572
Amphioxus . . . . . „ 574
Zyklostomen . . . . . „ 574
Plagiostomen . . . . . „ 576
Teleostier . . . . . „ 578
Amphibien . . . . . „ 581
Reptilien . . . . . „ 581
Vögel . . . . . „ 584
Säuger . . . . . „ 586
Überblick über die retikulären (magnozellulären) Kerne der Oblongata und des Mittelhirns . . . . . „ 593

B. Sonstige koordinatorische Systeme der Oblongata . . . . . S. 597
Die Oliva inferior . . . . . „ 597
Zyklostomen . . . . . „ 598
Plagiostomen . . . . . „ 599
Teleostier . . . . . „ 601
Amphibien . . . . . „ 601
Reptilien . . . . . „ 601
Vögel . . . . . „ 601
Säuger . . . . . „ 604
Die ontogenetische Entwicklung des Olivenkomplexes bei den Säugern . . . . . „ 613
Zusammenfassung der phylogenetischen Entwicklung der Oliva inferior . . . . . „ 619
Literatur zum sechsten Kapitel . . . . . „ 621
ADDENDA ET CORRIGENDA . . . . . „ I
SACH-REGISTER . . . . . „ III
AUTOREN-REGISTER . . . . . „ XXIII

EINLEITUNG.

Das Nervensystem fügt die Reize, welche dem Körper entstammen, und die Reize, welche den Körper treffen, in einem mehr oder weniger einheitlichen Verbande zusammen und ermöglicht es, daß dieselben auf einem effektorischen Wege abfließen.

Es verbindet die *Eigenreize* (propriorezeptiven Reize SHERRINGTON's) und konsolidiert sie zu einem Ganzen, in dem die Teile nicht unkenntlich werden, sondern ihr eigenes Gepräge bis zu einer gewissen Grenze behalten. Daneben und damit vereint es in derselben Weise die *äußern Fremdreize* (exterorezeptiven Reize) und die *innern Fremdreize* (interorezeptiven Reize).

Es ist üblich und richtig, die Elemente, welche das Nervensystem aufbauen, in nervöse und nicht nervöse zu teilen. Den nervösen Elementen fallen dabei die gesteigerten Funktionen der *Reizbarkeit*, *Reizleitungsfähigkeit* und *Reizverknüpfungsmöglichkeit* zu, welche (namentlich letztere) dem Nervensystem seine besondere Bedeutung geben.

Es handelt sich aber dabei um allgemeine Eigenschaften des Protoplasmas oder der lebenden Substanz, und als solche sind sie auch anderen Zellen nicht abzusprechen und kommen sie auch den Tieren ohne Nervensystem zu.

So weisen die einzelligen Protozoen eine nicht geringe *Reizbarkeit* und ebenfalls eine *Reizleitungsfähigkeit* und daneben die Möglichkeit auf, verschiedene gleichzeitig einwirkenden Reize zu verknüpfen. Auch bei den Spongien, welche noch nicht mit einem Nervensystem ausgestattet sind, kommt neben der Reizbarkeit ihrer Zellen eine Reizleitungsfähigkeit vor, die sich nicht auf den Körper der gereizten Zelle beschränkt, sondern interzellulär ist, indem sie auf den protoplasmatischen Interzellularbrücken übergeht, welche neben einer Diffusion eines einzelnen Reizes auch Verknüpfungen gleichzeitig einwirkender Reize ermöglichen.

Eine solche interzelluläre Reizleitung mittels Protoplasmabrücken außerhalb des Nervensystems ist auch bei Embryonen von Amphibien nachge-

wiesen (Schaper, Goldstein, Wintrebert) und im glatten Muskelgewebe vorhanden.

Es ist nur die Steigerung der genannten Funktionen, welche eine Zelle als nervös charakterisiert.

Eine andere allgemeine Eigenschaft (Hering, Butler, Laycock, Semon) der lebenden Substanz, welche im Nervensystem besonders auffällt, ist das *Innerungsvermögen* für *Reizfolgen* (die *Engrammbildung*), d. h. die Eigenschaft, daß ein durch den Reiz hervorgerufener Folgezustand länger andauert als der Reiz, der ihn zum Vorschein rief.

Daß dieses Innerungsvermögen mehr den Nervenzellen eigen ist als andern Zellen, ist nicht bewiesen. Manches spricht sogar dafür, daß es in den ersteren weniger entwickelt ist. Das Innerungsvermögen des Gehirnes fällt uns aber mehr auf, weil seinen Konsequenzen unter gewissen Umständen in unserm „Bewusstsein" etwas entspricht, was man von dem *Innerungsvermögen* z. B. von Knochenzellen nicht sagen kann.

Das Innerungsvermögen bedingt nämlich die *Erinnerung* (besser *Eräusserung; Ekphorie*), welche durch das Reizleitungs- und Reizverknüpfungsvermögen ausgelöst wird.

Unter *Erinnerung* versteht man die Eigenschaft, daß Eindrücke, welche latent sind, sich wieder äußern durch Reize, welche den früheren Eindruck entweder direkt (durch erneute Wahrnehmung) oder indirekt (auf einem mit dem geinnerten Eindruck verknüpften Umwege) aktivieren.

Dieses Erinnerungsvermögen [1]) dürfte dem Nervensystem mehr eigen sein als irgend einem andern Teil des Körpers und ihre Ekphorie hat außerdem die Eigentümlichkeit, bald wieder aus dem Bewußtsein verschwinden zu können ohne daß das Engramm verloren geht [2]).

Es wäre indessen unrichtig zu denken, daß mit diesen Eigenschaften: Reizbarkeit, Leitungsfähigkeit, Reizverknüpfungsvermögen, Innerungsvermögen und Ekphorie alles gegeben wäre, was in der Ausbildung des Gehirnes und dessen Funktionen eine Rolle spielt.

Eine Maschine, welche nur damit arbeitete, würde zwar stets reicher werdende Verknüpfungen erlangen, würde jedoch kein *innerliches Streben* zu jenen Verknüpfungen und bewußte oder unbewußte *Auslese* dabei zeigen.

In dem Nervensystem aber arbeiten diese Eigenschaften unter dem Einfluß eines besondern *Dranges*, einer *Tendenz*, welche dem Nervensystem als lebende Substanz eigen ist und welche von ihrer Natur als lebendes, sich ergänzendes und zwar sich *ihrer besondern Natur nach ergänzendes* Wesen bedingt ist.

Dieses Streben muß in der Verarbeitung der Reize eine Rolle mitspielen, eine Rolle, welche wir vorläufig nicht näher bezeichnen können

[1]) Namentlich das indirekte, auf assoziativem Wege entstehende.

[2]) Wie es übrigens bei der wiederholten Regeneration, nach wiederholtem Abschneiden von Körperteilen auch der Fall ist.

und welche, außerhalb als ein unbestimmtes Empfinden von *Denkdrang* und *Willen*, nur in ihren *Folgen* von uns erkannt wird.

Diese *Folgen* zeigen sich in der fortschreitenden Entwicklung des Gehirns (und des Geistes) innerhalb des Rahmens einer *Einheitlichkeit* [1]), in der fortschreitenden Differenzierung und Adjustierung seiner Elemente und einer steten Schaltung derselben.

Die anfänglich mehr oder weniger heterologe Koinzidenz getrennter Einflüsse und Wirkungen kommt in dem Gehirn zu einer stets umfangreicher werdenden und feiner angepaßten Konsolidierung worin die *Zusammenwirkung der Körperteile (Eigenreize) in bezug auf die Außenwelt (Fremdreize) stets größer wird.*

So weist namentlich die Entwicklung der Hirnrinde auf eine stets umfangreichere und feiner angepaßte *Schaltung* zahlreicher Eigenreize und Fremdreize (namentlich in der Stereognosis).

Diese Entwicklung des Nervensystems wird begünstigt durch die Ausbildung besonders empfindlicher Stellen (Sinnesorgane) und kann dadurch, namentlich bei höhern Lebensformen, geleitet werden von Einflüssen (Reizen), welche sich kaum mehr als körperlich wirksame Einflüsse gelten lassen, obschon auch in dem Nervensystem die sogenannten „vitalen", das heißt die dem Körper selber schadenden oder nutzenden Reizrealisierungen, sich eher ausbilden — älter sind — als die mehr objektieven „gnostischen" Realisierungen, wie wir es sehen werden in der phylogenetischen Entwicklung der Rückenmarksfunktionen, in derjenigen des N. Octavus und der Optik [2]), wo *die für den Körper und dessen Stand, also subjektiv notwendigen (vitalen oder „protopathischen") Funktionen eher zur Ausbildung, kommen als diejenigen, welche zu unserer sog. objektiven (gnostischen oder „epikritischen") Kenntnis der Außenwelt beitragen.*

Die in das Nervensystem eintretenden Reize können mittels *abführender Nervenstrecken* abfließen in *Handlungen*, worin ihnen ein Ablauf gestellt wirdt, ein eventuell bekanntes „äußeres Ziel".

Dieser *äußere* Ablauf ist nicht notwendig anwesend in den *aufführenden Nervenstrecken*, wo die empfangenen Reize resultieren können in Schaltungen, die in sich selber ein Gleichgewicht bilden.

Dieses *Gleichgewicht in sich selber* legt der Reizverwertung zwar auch eine Auslese auf, gibt ihr eine Tendenz, deren Endpunkt, jedoch erst erkannt wird, wenn es erreicht ist. Mit anderen Worten die innere Ausbildung des Gehirnes (und des Geistes) geschieht nicht in teleologischer

[1]) Auch dies ist sicher keine besondere Eigenschaft unseres Nervensystems. Sie findet ihren Ausdruck auch in der Tendenz des übrigen Körpers sich zu differenzieren, funktionell zu ergänzen, und doch eine Einheit zu bleiben.

[2]) Die vitalen (protopathischen) Funktionen der Rückenmarksnerven sind Schmerz, grober Temperatur- und nicht scharf lokalisierter Berührungssinn; diejenige des Opticus die Photo-statik; diejenige des Octavus die Gravi-statik (= Gleichgewichtsempfindung).

sondern in entelechischer [1]) Weise, d.h. ohne daß das zu erreichende als bekanntes Ziel im voraus visiert werden kann.

Dies gilt für die Evolution im ganzen, denn auch unsere affenähnliche Vorfahren haben das noch nicht bestehende Menschenbild nicht als Zweck vor Augen haben können.

Wir kommen also zu dem Schluss, daß verschiedene Eigenschaften, welche wir als allgemeine Eigenschaften des lebenden Protoplasmas kennen, im Nervensystem in den Vordergrund treten, sei es, daß sie dort mehr ausgeprägt sind, sei es, daß ihnen nur dort in unserm Bewußtsein etwas entspricht.

Diese Eigenschaften sind Reizbarkeit, Reizleitungsvermögen, Reiz-Innerungsvermögen mit der sich daran anschließenden Korrelation und Erinnerung.

Diese Eigenschaften stehen im Dienste eines Dranges, der sich äußert als eine, stets mehrseitig korrelierten und feineren Gleichgewichten nachstrebende Tendenz, welche dem Leben eigen ist und seine progediente Evolution bestimmt.

Die Gestaltungen, welche die einzelnen Elemente dabei annahmen und die Schaltungen, welche sich dabei ausgebildet haben, werde ich in den folgenden Zeilen besprechen.

Daß es sich bei den Funktionen des Gehirnes tatsächlich um eine besondere Entwicklung und besondere Ausbildung von Eigenschaften handelt, welche der lebenden Substanz im allgemeinen eigen sind, und daß nicht nur die Erinnerung (Hering, Semon), sondern auch das Weber'sche Gesetz, die Konzentrierung (Aufmerksamkeit) und die Assoziation zeitlich korrelierter Reize eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz ist, habe ich eingehender an anderer Stelle dargelegt (Journal of Comp. Neurology 1919). Hier kann ich nicht näher darauf eingehen.

Nur möchte ich auch hier betonen, daß die geistigen Eigenschaften, die uns bewußt werden, Bewußtwerdungen von „allgemeinen" Eigenschaften der lebenden Substanz sind, und daß auch unsere bewußte „Logik" nur ein Kind — das jüngste und in mancher Hinsicht das schwächste Kind — der allgemeinen und schaffenden Logetik der lebenden Substanz ist. [2])

[1]) Bei teleologischen Verrichtungen ist der Logos des Telos, die Kenntniß des Endes (Zieles) da. Bei der Entelechie (*Aristoteles*) liegt das Wesen des zu erreichenden in der Wirkung, welche erst ausgewirkt muß haben, um uns *ihr* Ziel zu zeigen. Enteles echein = die Vervollständigung in sich haben.

Die *Intuition*, in der die ungesuchten Anschauungen in uns aufblühen, wirkt reiner entelechisch als der zielbewuste — zweckvisierende Verstand. Bei der Intuition (bei dem reinen entelechischen Denken) ist man sich manchmal nicht einmal bewußt von einem Streben nach einer Lösung, doch kristallisiert die Lösung aus sich selbst heraus. Das *zielbewußte* Denken aber ist nicht voraussetzungsfrei und oft einseitig.

[2]) Der Ausdruck: „Logetik der lebenden Substanz" ist nicht im materialistischen Sinne gemeint, d.h. die lebende Substanz ist hier nicht als Schöpfer der Logetik gedacht, aber die Logetik, welche der lebenden Substanz (sowie der ganzen Welt) inherent ist, hat auch diese lebende Substanz geordnet.

ERSTES KAPITEL.

DIE HISTOLOGIE DES NERVENSYSTEMS.

Die Morphologie der nervösen Elemente.

Von den nervösen Elementen werde ich zunächst die *Sinneszellen* beschreiben.

Absichtlich stelle ich mit den HERTWIGS, DROOGLEEVER FORTUYN u. A. die *Sinneszellen* und nicht die Ganglienzellen voran. Denn erstens tritt der Reiz in den meisten Fällen mittels Sinneszellen in den Tierkörper ein und geht also in der Tätigkeit des Nervensystems die Sinneszelle der Ganglienzelle voran.

Fig. 1. Riechnervenzellen (R) des Kaninchens
Nach G. RETZIUS.
fo. = fila olf. activa (Nervenfortsätze).
gl. = glomeruli (Endigung derselben).

Zweitens hat man guten Grund die Sinneszelle und zwar die *Sinnesnervenzelle*, als phylogenetisch älter zu betrachten, und sich die Ganglienzelle aus der Sinnesnervenzelle hervorgegangen zu denken.

In Übereinstimmung damit ist, daß die Sinnesnervenzelle histologisch einen primitiveren, weniger differenzierten Charakter als die Ganglienzelle aufweist,

indem ihr Zelleib keine Tigroïdsubstanz und ihr Neurit keine Markscheide bildet.

Die *Sinnesnervenzelle* (Fig. 1), als deren Prototyp bei den Wirbeltieren die Riechnervenzelle betrachtet werden kann, unterscheidet sich von der *reinen Sinneszelle* dadurch, daß sie sich in einer Nervenfaser, dem Nervenfortsatz, fortsetzt.

Ihr Zellkörper liegt meistens im Epithel und manchmal an der Oberfläche des Körpers, in welchem Falle sie sehr oft ein oder mehrere Sinneshaare trägt.

Diese *Sinneshaare* können zugespitzt sein, wie im Riechepithel, oder knopfförmig enden, wie im Saccus vasculosus der Fische (Fig. 2) und stehen in dem Zellleib mit Körnern oder Doppelkörnern, sog. *Diplosomen* in Verbindung (vergl. Fig. 2), welche als Derivate von Zentrosomen und offenbar als rezeptorische Gebilde zu betrachten sind (s. auch S. 18).

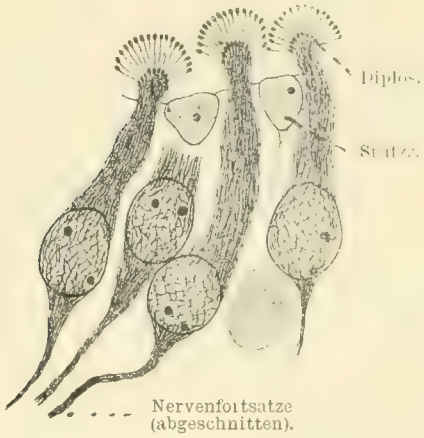


Fig. 2. Sinnesnervenzellen aus dem Saccus vasculosus von Trutta iridea, n. DAMMERMAN.

Wenn die Hauptmasse des Zellkörpers unter dem Deckepithel liegt, weist die Zelle einen dünnen Fortsatz zur Oberfläche auf. Ein solches Bild bieten manchmal die Riechnervenzellen (siehe Fig. 1).

Die Sinnesnervenzellen können auch in einer innern Raumbekleidung liegen — wie in dem *Saccus vasculosus* der Fische, wo sie dem Liquor cerebro-spinalis zugewandt sind.

Ausnahmsweise erreicht die Zelle oder ein Ausläufer davon nicht die Oberfläche, sondern es liegen darüber einige Zellschichten ausgebreitet, wie dies u. a. bei den Gesichtszellen des zusammengesetzten Auges der Insekten und bei manchen Würmern der Fall ist, oder aber die Sinnesnervenzelle liegt sogar im Zentralnervensystem eingebettet, wie die Sehzellen im Rückenmark von Amphioxus (vergl. Fig. 50). In solchen Fällen können die Sinneshaare durch einen mehr gedrängten *Stiftchen-* oder *Palissadensaum* ersetzt sein (siehe Fig. 51).

Die *Sinnesnervenzellen* weisen in ihrem Protoplasma deutliche *Fibrillen* auf (Fig. 2 und 51), welche sich in ihre eferenten Ausläufer fortsetzen und manchmal eine sehr besondere Anordnung aufweisen, wie in den Lichtzellen von Amphioxus (BOEKE).

Der eferente *Nervenfortsatz* ist meistens unverzweigt und zieht fast immer ins Zentralnervensystem, oder (bei niederen Tieren) in einen subepithelialen Ganglienzellplexus hinein. Er führt nie eine Markscheide, wie der Axon mancher Neuronen sie führen kann, und hat eine viel geringere

Leitungsschnelligkeit [1]) als jener. Durch den Besitz eigener Fibrillen und eines Nervenfortsatzes unterscheidet sich die Sinnes*nerven*zelle von den reinen Sinneszellen (Fig. 4). Sie gestatten der Sinnesnervenzelle, den empfangenen Reiz auf größere Strecken weiterzuleiten.

Das Vermögen der Reizaufnahme, welches sich besonders in der reinen Sinneszelle entwickelt, und das Vermögen der Reizleitung, das besonders der Ganglienzelle eigen ist, sind also in der Sinnesnervenzelle noch vereinigt.

Der primitive Charakter der Sinnesnervenzelle tritt auch dadurch hervor, daß sie für sich allein ein vollständiges, unabhängiges Nervensystem bilden kann, indem ihr Nervenfortsatz sich in einigen Fällen nicht dem übrigen Nervensystem anschließt, sondern unmittelbar eine Muskelfaser innerviert. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist dies manchmal bei Coelenteraten der Fall und in den Fühlhörnern der Schnecken.

Die Sinnesnervenzelle kann indessen, durch besondere Umstände, ihren langen Nervenfortsatz erheblich einkürzen sodaß sie, oberflächlich betrachtet, einer Sinneszelle ähnelt.

Letzteres ist der Fall mit den *Sehzellen der Wirbeltiere*. Während die Sehzellen der niederen Tiere alle Charakteristica der Sinnesnervenzellen haben wegen ihres langen zellulifugalen Ausläufers und ihrer deutlichen Neurofibrillen, bilden die *Stäbchen* und *Zapfen* der *Wirbeltier-retina*, obschon wesentlich *Sinnesnervenzellen*, gewissermaßen ein Übergangsstadium zu den reinen Sinneszellen [2]), weil ihr zellulifugaler Ausläufer sehr kurz ist. (Siehe Fig. 3*C*) und weil es nicht sicher ist, ob die Längsstreifung in ihrem Innern (Fig. 3*B*) ein Ausdruck von der Anwesenheit wirklicher Neurofibrillen ist. Schneider und Bernard betrachten sie als solche. Gaupp und Kolmer als Kanellierungen [3]).

In diesen Zellen liegen die *Diplosomen*, ebenfalls in dem dem Reiz

[1]) Nach Ambronn und Held haben die Fila olfactiva des Hechtes eine ganz dunne Markschicht. Farblich ist diese jedoch nicht zu demonstrieren. Es handelt sich dabei vielleicht bloß um eine Lipoïdschicht.

Ihre Leitungsschnelligkeit pro Sekunde ist 0.75 M. gegen bisweilen 60—120 M. in den Achsenzylindern der Neuronen. Die größere Leitungsschnelligkeit markhaltiger Achsenzylinder hängt zweifellos zusammen mit der Ausbildung des Myelins (siehe am Schluß dieses Kapitels).

[2]) Ich will hiermit nicht behaupten, daß die reinen Sinneszellen aus Sinnesnervenzellen hervorgegangen sind. Eher bin ich dazu geneigt, anzunehmen daß sie ursprünglich Scheidenzellen, eine Art Lemnoblasten, sind, die sich besonders spezialisiert haben weil ihre Lage und ihr intimer Verband mit Neurofibrillen günstig waren; wissen wir doch auch (siehe die Einleitung) daß das Vermögen der Reizbarkeit nicht nur beschränkt ist auf das Nervensystem, sondern eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasmas darstellt.

[3]) Das Faserellipsoid der Zapfen ist nicht als ein neurofibrilläres Gebilde zu betrachten, weil es nicht in den Fortsatz durchgeht. Indessen wachsen von außen her keine Fibrillen in sie hinein, wie es bei den reinen Sinneszellen der Fall ist (s. u.) und müssen wir m. E. annehmen daß die Zapfen und Stäbchen der Retina doch ganz feine Eigenfibrillen führen.

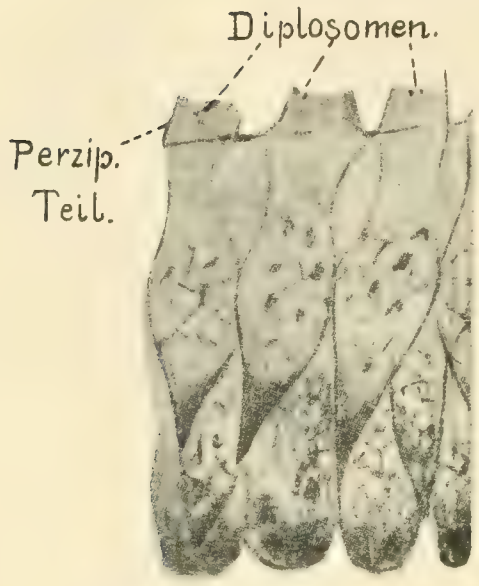


Fig. 3 *A*.

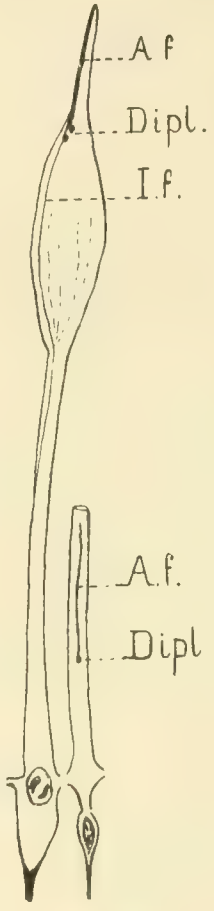


Fig. 3 *B*.

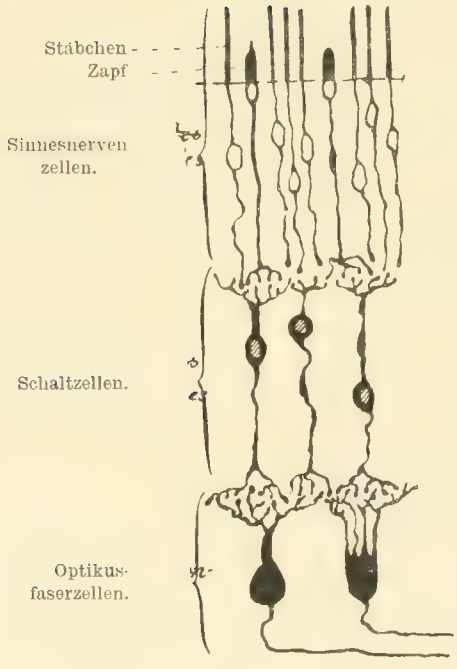


Fig. 3 *C*.

Fig. 3. Die Sinnesnervenzellen (Stäbchen und Zapfen) der Retina.

A. In einem Lachsembryo n. FURST. Man beobachte die Lage der Diplosomen in dem zukünftigen perzipierenden Teil der Zellen.

B. Ausgewachsene Zapfen (links) und Stäbchen (rechts) in dem Auge eines Knochenfisches (Blennius) n. KOLMER. Man beachte die Lage der Diplosomen und deren Verbindung mit dem Außenfaden (A. f.) und Innenfaden (I. f.).

C. Die Verbindung der Zapfen und Stäbchen mit Ganglienzellen n. VAN GEHUCHTEN.

zugewandten Abschnitt des Zelleibes (Fig. 3A und 3B). In ausgewachsenen Tieren findet man sie auf der Grenze des Innen-und Außengliedes und stehen sie in Verbindung mit einem starken „Außenfaden" der dem Reiz zugewandt ist (KOLMER HELD, RETZIUS) und — weniger konstant — mit einem schwachen Innenfaden.

Es können sich in den Stäbchen und Zapfen besondere Gebilde, wie die Stäbchenellipsoide der Vertebratenretina oder eigentümliche Stoffe (*Sehpurpur*, BOLL) entwickeln, für deren Bedeutung für das Farbensehen ich auf die Spezialabhandlungen verweise.

Die Zapfen und Stäbchen der Retina haben die Eigentumlichkeit, daß sie *Tropismen* aufweisen bezüglich des Lichtes (ENGELMANN, VAN GENDEREN STORT). Die Zapfen sind positiv phototrop; die Stäbchen negativ phototrop (nur schwach, namentlich bei höheren Tieren: GARTEN).

Diese Erscheinung ist auch deshalb wichtig für uns, weil sie beweist, daß Elemente des Nervensystems auf Reize tropistisch reagieren können und zwar sowohl in stimulo-petalem, wie in stimulo-fugalem Sinne. (Vergl. am Schlusz dieses Kapitels, die Lehre der Neurobiotaxis). —

Typische Beispiele von *reinen Sinneszellen*, sind die Zellen der *Gehör-* und *Gleichgewichtsorgane* (Fig. 4) und der Geschmacksknospen (Fig. 122).

Sie unterscheiden sich von den Sinnesnervenzellen durch einen Mangel an Eigen-fibrillen und namentlich durch den Mangel eines Nervenfortsatzes. Es sind hauptsächlich perzipierende, viel weniger leitende Zellen.

Ob sie phylogenetisch hervorgehen aus Sinnesnervenzellen ist unsicher. Persönlich bin ich eher zu der Annahme geneigt, daß sie aus gewöhnlichen Epithel- oder aus Hüllzellen entstehen.

Die Sinneszellen, welche an einer Oberfläche liegen, weisen auch Sinnes-*haare* auf, welche ebenfalls in Verbindung stehen mit *Diplosomen* und verschiedene Gestalten annehmen können.

Nicht immer erreichen aber die Sinneszellen die Oberfläche des Epithels, wie die MERKEL'schen Tastzellen der Säugetiere (Fig. 27A) beweisen und liegen sie sogar bisweilen im Bindegewebe. In solchen Fällen tragen sie keine Sinneshaare.

Ob die wahren Sinneszellen sich immer aus Epithelzellen entwickeln, war lange Zeit eine Streitfrage. Nach der Meinung BOEKE's und seiner Schüler ist dies nicht notwendigerweise der Fall.

Eigene Fibrillen gehen den Sinneszellen — wie gesagt — ab. *Die Fibrillen, welche man darin findet, sind Fortsetzungen der Fibrillen der ihnen zustrebenden peripheren Nerven* (LONDON, KOLMER, BOEKE).

Das *Zentrosom* ist in allen ausgewachsenen Sinneszellen noch nicht nachgewiesen. In den Hörzellen wurde es indessen von HELD gefunden in dem dem Reiz zugewandten Abschnitt der Zelle (Fig. 4) und scheint es mit den Hörhaaren zusammenzuhängen in ähnlicher Weise, wie die Diplosomen mancher Sinnesnervenzellen mit den Sinneshaaren.

Sowohl die Sinneszellen als die Sinnesnervenzellen enthalten niemals Nissl'sche Körper (Tigroïd-substanz.)

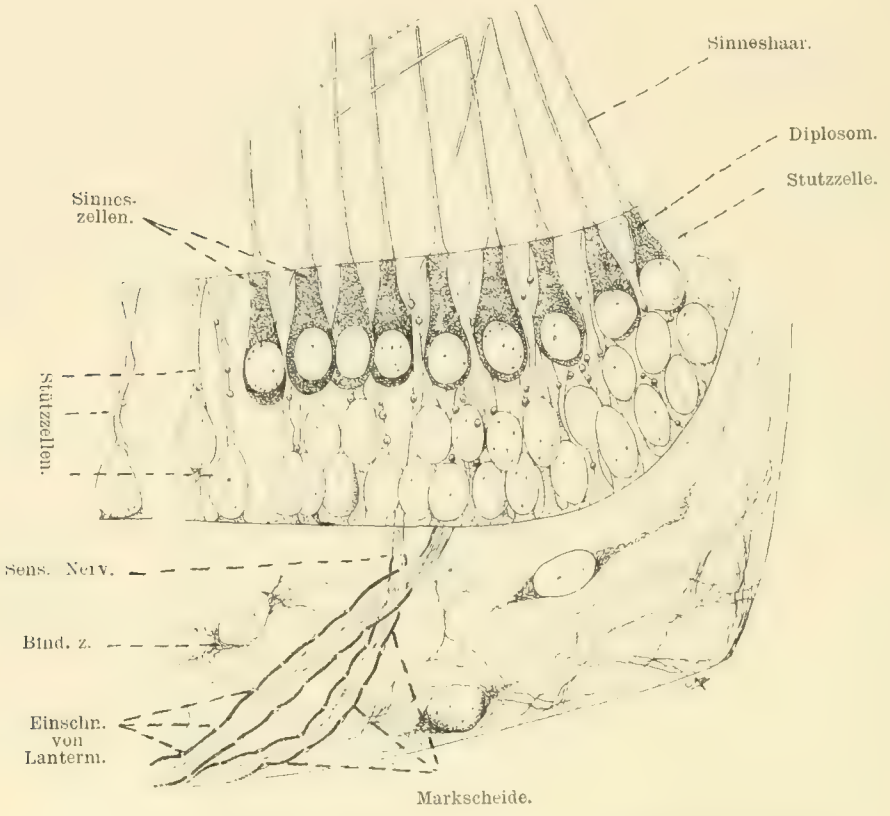


Fig. 4a. Reine Sinneszellen und Stützzellen aus der Crista acustica von Proteus anguineus n. RETZIUS.

Neben den Sinnesnervenzellen und Sinneszellen spielen die *Ganglienzellen*, die sich von den obengenannten Zellen unterscheiden durch den Besitz von NISSL'schen Körperchen (Tigroidsubstanz, Fig. 6). eine große Rolle.

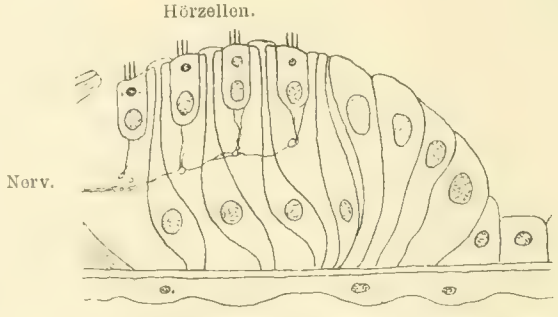


Fig. 4b. Schematische Darstellung der Hörzellen in dem CORTI'schen Organ. Man beachte die Lage des Zentrosoms (oberhalb des Kernes) in dem dem Reiz zugewandten Abschnitt.

Während einige Untersucher, wie KLEINENBERG (vergl. PARKER) geneigt sind die Ganglienzellen — Nervenzellen sensu strictiori — abzuleiten von den primitiven Neuro-muskularzellen der Aktinien, sind die HERTWIGS und DROOGLEEVER

FORTUYN mehr geneigt darin eine weitere Ausbildung der Sinnesnervenzellen zu sehen.

Hierfür spricht m. E. auch die Tatsache daß manche bipolare (sensible) Ganglienzellen der Vertebraten aus sog. *Plakoden* hervorgehen, welche nichts anderes sind als im Deckepithel vorkommende örtliche Anhäufungen einer Art Sinneszellen. Auch können junge, bipolare Ganglienzellen (Fig. 8[4]) Sinnesnervenzellen (siehe Fig. 1) sehr ähnlich sein.

Indessen ist die Frage, ob die Nerven-Muskelzellen der niederen Wirbellosen in ihrer weiteren Differenzierung beitragen zu der Bildung motorischer Ganglienzellen, damit nicht eo ipso verneinend zu beantworten.

Ich werde aber die weitere Diskussion dieses Punktes den Kennern der Wirbellosen überlassen.

Die *Ganglienzellen* können wieder in zwei Hauptgruppen verteilt werden.

Die erste Hauptgruppe ist diejenige, in welcher die Ausläufer der Zelle keinen histologischen oder funktionellen Unterschied aufweisen, wobei die sog. *Polarisation der Ausläufer fehlt.*

Man spricht dann von *primitiven Ganglienzellen.* In Übereinstimmung mit dem Mangel an Polarisation ist eine Durchströmungsmöglichkeit solcher Gangliensysteme in beiden Richtungen vorhanden, und spricht man deshalb auch wohl von einem *asynaptalen*[1]) *Netzwerk.*

Die *primitiven Ganglienzellen* sind bipolar oder (öfter) multipolar. (Siehe Fig. 5 in der Mitte). Ihre Fortsätze sind einander völlig gleich und weisen nie eine Markscheide auf (Vergl. auch S. 22).

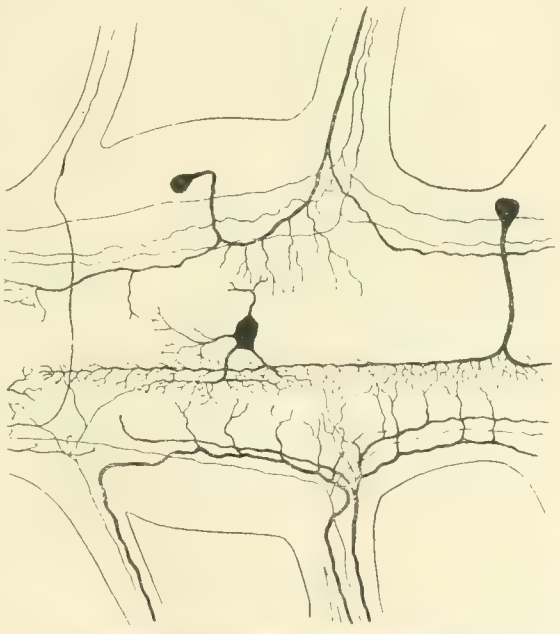


Fig. 5. Multipolare primitive Ganglienzelle (in der Mitte) des Bauchstranges eines Regenwurmes, n. RETZIUS. Oben zwei unipolare Neuronen.

Bis jetzt verfügt man noch nicht über ein histologisches Kennzeichen, um die Richtung zu bestimmen, in welcher der Reiz einen bestimmten Fortsatz ge-

[1]) Von a = a privans und Synaps d.h. Verbindung (s.u.). Der Name Synaps bedeutet zwar „Verbindung" ohne weiteres, man versteht darunter aber in der Neurologie eine polarisierte, d.h. einseitig durchlässige Verbindung.

wöhnlich durchläuft, es sei denn, daß dieser mit einer Sinnesnervenzelle oder einer Muskelfaser zusammenhängt.

Diese Zellen [1]) sind zahlreich bei den Coelenteraten und auch bei den Würmern. Bei Wirbeltieren kommen daran verwandte Formen nur vor in dem *sympathischen System* (s. Seite 21).

Die einseitige Durchströmungsmöglichkeit, welche man als das *synaptale* Verhalten des Nervensystems bezeichnet, tritt erst auf mit der besondern, *dynamischen Polarisation* der Ganglien, wie man sie in den *höheren Ganglienzellen* oder *Neuronen* findet, wobei ein Ausläufer, der *Achsenzylinder* oder *Neurit*, unter physiologischen Umständen bloß *zellulifugal* leitet, während die andern Ausläufer, die *Dendriten*, nur *zellulipetal* leiten.

Fig. 6. Pyramidenzelle aus der Rinde des Menschen.

Der *Neurit*, der zellulifugal leitet, ist meistens dünner als der Dendrit und unterscheidet sich von diesem außerdem durch den Mangel an NISSL'schen Körperchen und einen grössern Gehalt an Alkalichloriden (s.u.). Sein Anfang wird als *Axonhügel* bezeichnet (Fig. 6), sein Ende nennt man, (falls es sich nicht mit einer Muskel oder Drüse verbindet: s.u.), *Telodendrion*, wenn es, wie dies meistens der Fall ist, reichlich verästelt ist (vergl. die Endverästelung der Sehnervenfasern (f.opt.) in Fig. 11[4]). Sonst spricht man von einem *Endkorb* (Fig. 22) oder einer *Endplatte* (im Nucleus tangentialis: siehe Kapitel IV).

Die *Dendriten*, deren Protoplasmastruktur, auch durch der Besitz von Tigroïdschollen, gänzlich mit der des Zelleibes übereinstimmt (Fig. 6), können sich über mehrere Flächen ausbreiten, aber auch in einer Fläche orientiert sein. Dies hängt ab von den Reizen, die ihnen zuströmen. (*Neurobiotaxis;* siehe am Schluß dieses Kapitels).

Eine flache Ausbreitung kommt vor bei den Dendriten der Purkinje-Zellen (Fig. 7) und bei den motorischen Rückenmarkszellen von Petromyzon (Fig. 56 und 57). Bei den erstgenannten Zellen weisen sie ganz

[1]) Die Lage des Zentrosoms in diesen Zellen ist noch zu wenig untersucht. (Vergl. HAMAKER, LEWIS, SMALLWOOD und ROGERS.)

kleine Dornfortsätze auf (*Processus spinosi* oder *moniliformes*), was auch bei den Zellen des Striatums und des Ammonshornes der Fall ist.

Die *Schaltung der Neuronen* findet nur so statt, daß heteronome Teile

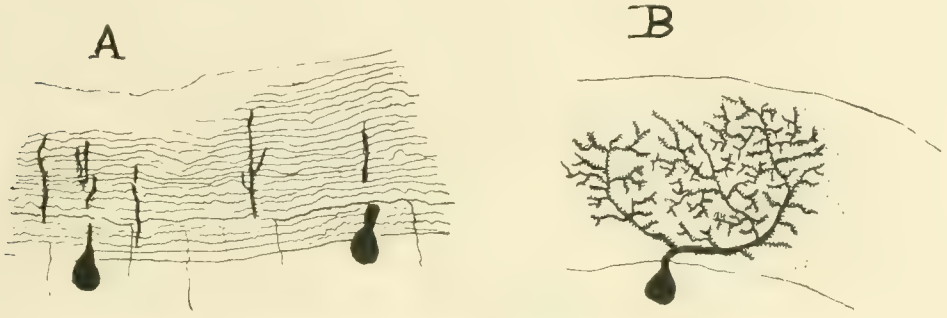


Fig. 7. Flächenausdehnung der Dendriten der Purkinjezellen in der Kleinhirnrinde der Katze.
7 A. Schnitt parallel zu den Furchen. 7 B. Senkrecht zu den Furchen.

sich miteinander verbinden. Nie findet eine Verbindung von Axonen untereinander, oder von Dendriten untereinander statt (siehe weiter S. 30).

Der Zellkörper kann außer der NISSL-Substanz und den Fibrillen, verschiedene andere Gebilde: Trophospongien etc. aufweisen, welche allen Ganglienzellen eigen sind, und worauf ich später (Seite 23) weiter eingehen werde.

Diese höheren Ganglienzellen oder *Neuronen* kann man der Form nach in *unipolare, bipolare* und *multipolare* unterscheiden. Bei den *unipolaren Neuronen*, tritt der Neurit oder Axon nicht selbständig aus dem Zellkörper hervor, sondern bildet gemeinschaftlich mit dem Hauptdendriten einen *Stammfortsatz*, welcher der einzige Fortsatz der Ganglienzelle ist. Der Reiz läuft alsdann in diesem *Stammfortsatz* in beiden Richtungen.

Es ist auffallend, daß dieses unipolare Neuron bei manchen Wirbellosen: Würmern (Fig. 5) Schnecken und Arthropoden, der am häufigsten vorkommende Ganglienzelltypus ist.

Es handelt sich dort offenbar um eine *primäre Monopolarität*, welche in diesen Fällen nur beweist, daß der unipolare Fortsatz im wesentlichen eine Verlängerung des Zellleibes ist und (wie dieses) einen Neuriten abgeben kann.

Nach *Lewis* ist das Verhalten des Zellausläufers zu dem *Zentrosom* in diesen Zellen nicht konstant. Erstgenannter geht meistens aus einer Stelle der Zelloberfläche hervor, welcher zwischen Zentrosom und Nucleus liegt.

Es gibt aber Neuronen in denen die *Unipolarität sekundär* ist und aus einer sekundären Annäherung antipolar entstandener Ausläufer einer ursprünglich *bipolaren* Zelle hervorgeht. Dies ist der Fall bei den *spinalen Ganglienzellen* (Fig. 8).

Die Gründe, welche diese Annäherung veranlassen, sind nicht genügend ermittelt.

Es scheint mir, daß die nach außen vor sich gehende Verlagerung der Zelleiber, welche die Spinalganglienzellen während der Ontogenese und der Phylogenese aufweisen, keine Erklärung gibt für eine so intime sekundäre Vereinigung von Hauptdendrit und Achsenzylinder, und daß hierbei vielleicht auch andere Einflüsse eine Rolle spielen. Der rezeptorische Ausläufer der Spinalganglienzellen ist auch in anderer Hinsicht verschieden von den Dendriten im Zentralnervensystem, weil er der einzige Dendrit ist, der eine Markscheide bildet. In der Beziehung benimmt er sich also wie ein Axon.

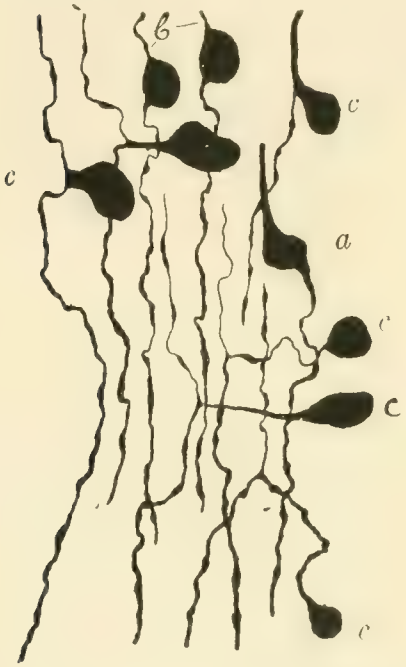


Fig. 8. Ganglion Gasseri eines Embryo von Cavia cobaya n. v. Gehuchten. Übergänge (*b*) von bipolaren Ganglienzellen (*a*) in monopolaren Ganglienzellen (*c*).

Es ist nicht unmöglich, daß unter gewissen Umständen von der Zelle [1]) her zugleicherzeit Reize nach dem Rückenmark und nach der Peripherie ziehen, und dabei also eine gleichgerichtete Durchströmung in dem T-stück stattfinden kann, welche auf die Konsolidierung der Ausläufer zu einem Ganzen einen Einfluß ausübt.

Der periphere Ausläufer kann ein freies Ende aufweisen oder mit Sinnesepithel in Verbindung treten (Fig. 27).

Die Spinalganglienzellen mit freien Endigungen nehmen teilweise eine Sonderstellung ein, indem sie zwar ganz den Charakter eines Neurons haben, aber ihr Dendrit, der besonders lang sein kann, selbst den Reiz aufnimmt, statt ihn von einer andern (z. B. Sinnes-) Zelle zu übernehmen. Diese Zellen sind denn auch nicht durch Umwandlung aus *primitiven Ganglienzellen* entstanden, wie die andern Neuronen,

[1]) Sicher ist, daß diese Zellen manchmal Reize aus dem sympathischen Nervensysteme aufnemen, welche Reize nach dem Rückenmark und nach der Peripherie übermittelt werden. Letzteres dürfte die Korrespondenz gewisser Hautabschnitte mit einem gewissen Bezirke der Eingeweide (Head) welche manchmal deutlich bei Affektionen der letzteren zu Tage tritt, erklären.

Diese periphere Leitung könnte sowohl zu einer größern Empfindlichkeit jener Hautabschnitte (Herabsetzung der Reizschwelle) beitragen, als auch gewisse segmentäre Eruptionen erklären (Herpes zoster).

Daß der periphere Ausläufer aber als Dendrit angelegt wird, geht aus seiner spätern Bildung hervor.

sondern sie sind (teilweise direkt) von *ursprünglichen Sinnesnervenzellen*, sog. *Plakodenzellen* abzuleiten.

Während das Zentrosom in der Spinalganglienzelle — so lange diese bipolar ist — wie es scheint, dem Dendriten gegenüber liegt (Fig. 9 [1]) findet

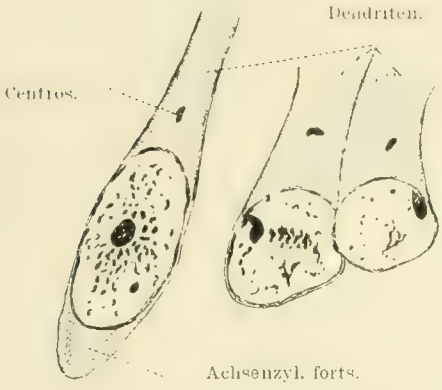


Fig. 9A. Lage des Zentrosoms in dem dendritischen Fortsatz embryonaler, noch bipolarer Ganglienzellen n. VAN DER STRICHT.

Fig. 9B. Lage des Zentrosoms in einer monopolaren Spinalganglienzelle einer erwachsenen Ratte n. HATAÏ.

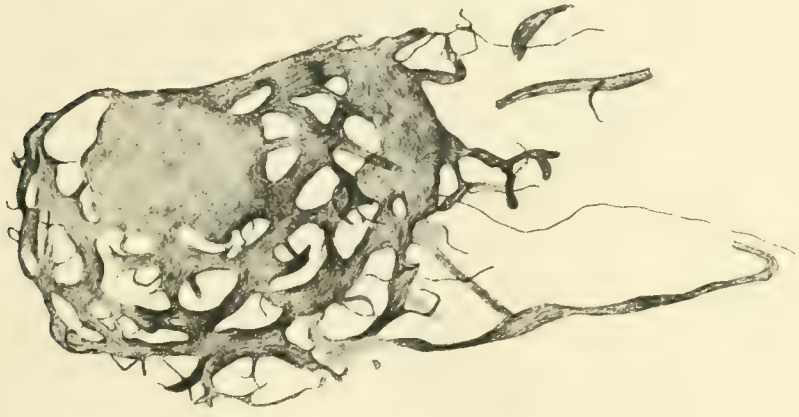


Fig. 9C. Spinalganglienzelle mit fenestriertem Rande von Orthagoriscus mola. n. G. LEVI.

man dasselbe in der monopolaren Ganglienzelle (wenn es überhaupt nachweisbar bleibt) oft der gemeinschaftlichen Abgangsstelle des unipolaren Fortsatzes gegenüber (Fig. 9^B).

Die Spinalganglienzellen unterscheiden sich außer durch ihre Monopolarität manchmal (namentlich bei niedern Wirbeltieren) durch einen durchlöcherten (fenestrierten) oder lobierten Rand (Fig. 9^C), was mit der Ernährung des Zellleibes zusammen hängt (siehe auch das Trophospongium in Fig. 20).

Bei den niederen Tieren bleiben die Spinalganglien meistens *bipolar*,

und bilden sie typische Beispiele bipolarer Neuronen, wobei der eine Pol den Achsenzylinder, der andere einen Dendriten aussendet. Auch bei den Purkinje-zellen (Fig. 328) des Kleinhirns kommt eine ausgesprochene Bipolarität vor, in solchem Sinne, daß aus dem einen Pol der Zelle der Achsenzylinder, aus dem anderen der sich bald wieder verästelnde Dendrit hervorgeht. Das Zentrosom in diesen Zellen liegt oft den Dendriten gegenüber. (Vergl. Fig. 12.) Es gibt indessen auch bipolare Ganglienzellen, wobei beide Pole einen Dendriten aussenden, welche sich in seinem weiteren Verlaufe wieder verästlen kann, und wovon einer in seinem Verlaufe den Achsenzylinder aussendet. Beispiele davon findet man manchmal in den *Bisschofsstabzellen* des Tectum opticum. (Fig. 11*A*, 432 und 448.)

Eine besondere Form der bipolären Neuronen bilden die *Horizontalzellen* CAJAL's in der Rinde junger Tiere (vergleiche Fig. 10.) und menschlicher Foeten (RETZIUS) Diese unterscheiden sich namentlich dadurch von allen anderen Neuronen, daß sie meistens zwei (sogar wohl mal drei)

Fig. 10. Horizontalzelle aus der Zona molecularis der Groszhirnrinde eines 8 Tage alten Kaninchens n. CAJAL.

Achsenzylinder aufweisen, was eine große Ausnahme im Nervensystem bildet.

Diese Achsenzylinder (A) verlassen das Neuron indessen nie in der Nähe von einander, am Zelleib, sondern an weit auseinander liegenden Stellen verschiedener Dendriten. Sie geben — wie die Achsenzylinder es im Allgemeinen tun, an manchen Stellen wieder (nahezu senkrecht) Kollateralen (C) ab.

Die Lage der Zentrosomen in diesen Zellen ist bisher nicht ermittelt.

Die Horizontalzellen Cajals sind die einzigen bis jetzt bekannten pluriaxonalen Neuronen, denn sogar die *multipolaren Neuronen*, welche die Mehrheit der Neuronen der Vertebraten bilden, weisen neben vielen direkt aus dem Zellleib hervorgehenden Dendriten immer nur einen Achsenzylinder auf.

Ein typisches Beispiel dessen bilden die Pyramiden der Rinde (Fig. 6), die Vorderwurzelzellen (Fig. 85) und namentlich die Mitralzellen des Bulbus olfactorius (vergl. Fig. 11B), worin auch die senkrecht vom Achsenzylinder abgehenden Kollateralen sehr deutlich sind.

Wenn bei ausgewachsenen multipolaren Neuronen ein *Zentrosom* [1])

[1]) Es wurde (in Sympathicuszellen des Kaninchens) gesehen von MANN, im folgenden Jahre von v. LENHOSSEK, dessen Deutung jedoch von BÜHLER und HOLMGREN bezweifelt ist. KOLSTER u. A. (s. u.) haben es bei vielen Wirbeltieren gesehen.

sichtbar ist, so liegt dies oft dem Hauptdendriten gegenüber (VAN DER STRICHT; HATAI; siehe Fig. 12).

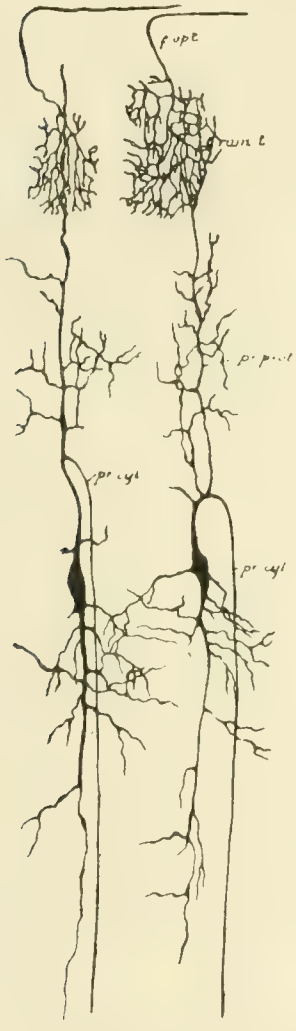


Fig. 11*A*. Bipolare Ganglienzellen in dem Tectum opticum eines Hühnchens n. VAN GEHUCHTEN (Bisschofsstabzellen.)

Man beachte den Abgang des Achsenzylinders (pr. cyl.) von einem Dendriten (pr. prot.). f. opt. = Sehnervenfasern, ram. t. = Ramificatio terminalis (Telodendrien) derselben.

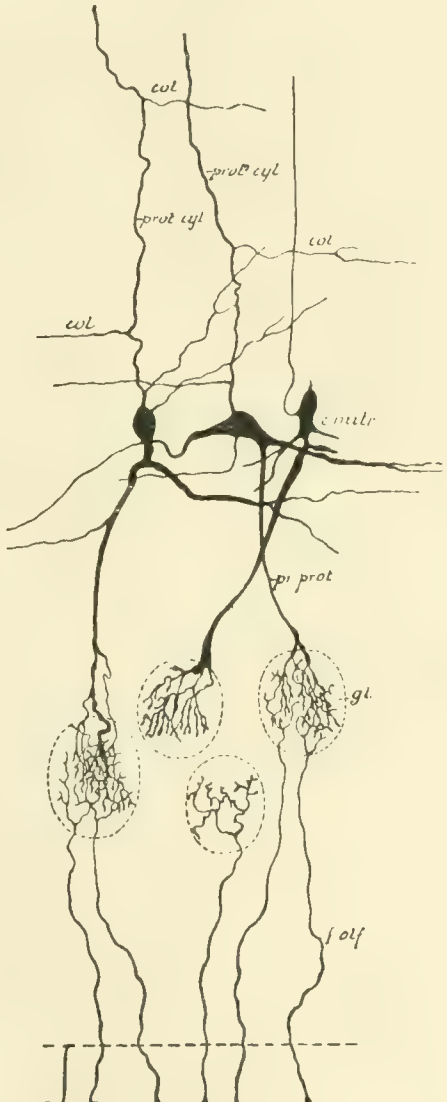


Fig. 11*B*. Multipolare Ganglienzellen (c. mitr. = Mitralzelle) in dem Riechkolben eines Säugers und deren Verbindungen (gl.) mit den Riechfasern (f. olf.); n. VAN GEHUCHTEN. Man beachte den senkrechten Stand der Kollateralen (Col.) auf dem Achsenzylinder (proc. cyl.).

Da die *Diplosomen* der Sinnesnervenzellen und der Sinneszellen auch als Derivate von *Zentrosomen* zu betrachten sind, so zeigt sich also in beiden

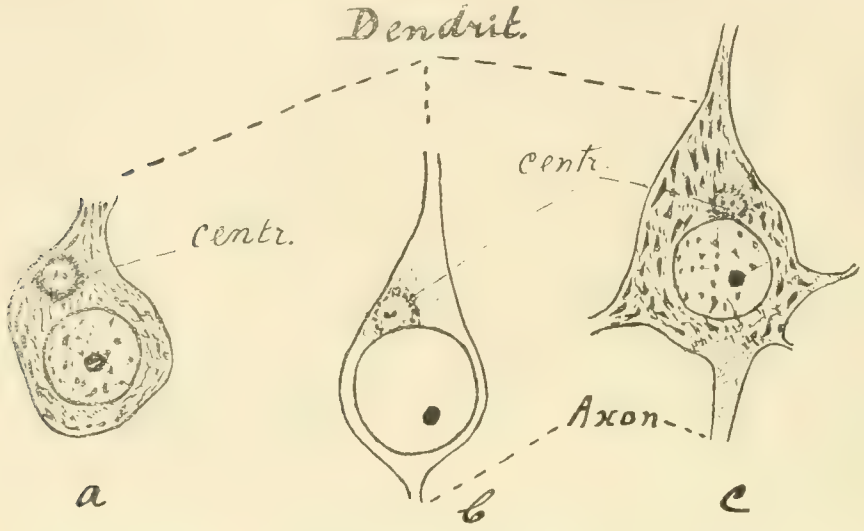


Fig. 12. Zentrosomen in Ganglienzellen n. HATAI. *a*. Purkinjezelle einer erwachsenen Ratte: *b*. Pyramidenzelle einer jungen, *c*. einer erwachsenen Ratte.

Fällen das Zentrosom als ein dem reizrezeptorischen Teil der Zellen zugeneigtes Gebilde.

Hiermit stimmt überein die von HELD entdeckte Tatsache, daß ihre Lage während der Entwicklung des Neurons zusammenfällt mit der fibrillogenen Zone. Denn die fibrillogene Zone ist offenbar der erste Angreifungspunkt der Reize, oder denen entsprechenden, embryologischen Einflüssen.

Weil nun der stimulofugale Fortsatz, der Achsenzylinder erst zur Ausbildung veranlaßt wird (Fig. 36), liegt das Diplosom während der Entwicklung zunächst an dessen Pol. Später verlagert es sich, und bleibt es nahe der Stelle der Hauptdendritenbildung liegen.

Diese Tatsachen sind von großem Interesse für die Lehre der geweblichen Differenzierungen in Verbindung mit den Prinzipien RABL's und meiner Auffassung des Zentrosoms als Einfluß-rezeptorisches Gebilde.

Nach DEL RIO HORTEGA, der in den ausgewachsenen Nervenzellen bei geeigneter Impregnation fast stets Zentrosomen fand, weisen dieselben — namentlich bei ältern Individuen — oft eine Stäbchenform auf.

Im senilen Alter zeigen sie oft Veränderungen filamentöser Art, wobei ein Teil der Filamente in den Dendriten hineinragen kann. Vielleicht, daß dieser Prozess analog ist an der Bildung des *Außenfadens* in den Elementen der Retina oder der Sinneshaaren. Da eine Zellteilung bei älteren Ganglienzellen nicht mehr vorkommt, ist die Rolle der Diplosomen in jenen Zellen noch unbekannt. Nach dem Gesagten

dürften sie aber, wie in den Sinneszellen, mit der Reizaufnahme zu tun haben (s. Seite 6).

Einer besonderen Beschreibung bedürfen die *sympathischen Ganglienzellen*, welche, den *inneren Organen* dienend, sich teilweise (namentlich bei niederen Tieren) im Anschluß an die Spinalganglien bilden, größtenteils aber (namentlich bei höheren Tieren) durch die Vorderwurzeln aus dem Medullarrohr herauswandern (Froriep, Carpenter).

Das Verständnis dieser Zellen setzt die Kenntnis der primitiven Ganglienzellen und der Neuronen und deren besonderen Eigentümlichkeiten voraus.

Man kennt sensible und effektorische Sympathikuszellen. Erstere enden namentlich in den Muskelsepten und Organkapseln, nicht in der Mucosa (S. 37).

Die *sensiblen sympathischen Neuronen* sind in ihrem Bau den *Spinalganglienzellen* für die Haut durchaus ähnlich, und ihr Zellleib liegt wahrscheinlich immer an derselben Stelle wie jene: in den Spinalganglien (Froriep). Nur sind sie viel geringer in Anzahl als die somato-sensiblen Ganglienzellen und geringer entwickelt. So führen ihre Ausläufer keine Markscheide (Langley). Beides beweist, daß diese Neuronen keine große Rolle spielen und daß die *gesamte* sympathische Reflex-Funktion (und nicht nur deren effektorische Tätigkeit) sich überwiegend in den andern Neuronen dieses Systems abspielt, d.h. in den *sympathischen Zellen sensu strictiori*, den sogenannten *effektorischen Zellen*, deren Anzahl denn auch desto größer ist.

Anhäufungen solcher Zellen liegen außerhalb des Intervertebralkanals [1]) direkt gegen die Wirbelsäule, in dem sog. *Grenzstrang* oder weiter davon entfernt (*vertebrale* und *praevertebrale sympathische Ganglien*: siehe Fig. 100).

Sie empfangen mittels der sog. *Rami communicantes albi* Fasern aus dem Rückenmark.

Diese „*Wurzelfasern des Sympathicus*" werden als *praeganglionäre Fasern* bezeichnet.

Bei den niederen Tieren erreichen sie ihre Ganglien überwiegend durch die Hinterwurzeln, bei den höheren durch die Vorderwurzeln. (Vergleiche Kap. II.)

Diese *praeganglionären Fasern*, welche also die Reize von dem Rückenmarke zu den sympathischen Ganglien übermitteln, haben dünne Markscheiden (daher *Rami albi*) und weisen die Eigentümlichkeit auf, daß sie extra-medullär mehrere Kollateralen abgeben, sodaß eine Sympathikuswurzelfaser immer mit mehreren Sympathikus-Ganglien in Verbindung steht.

Niemals enden sie direkt in dem Effektor (es sei denn, daß man die akzessorischen motorischen Fasern, des M. ciliaris, welche mit der Oculomotoriuswurzel austreten, — Boeke — als solche betrachten will).

Die Art wie der anführende praeganglionäre Nerv sich an die dendri-

[1]) Vereinzelte Zellen, welche in den Spinalganglien selber liegen, gehören vielleicht auch dazu. (c.f. Kap. II).

tischen Komplexen oder an deren Zellen anlegt, ist manchmal sehr eigentümlich, indem er dieselben mit feinen anführenden Fibrillen umwickelt, welche ein reichgewundenes System (Fig. 13) bilden.

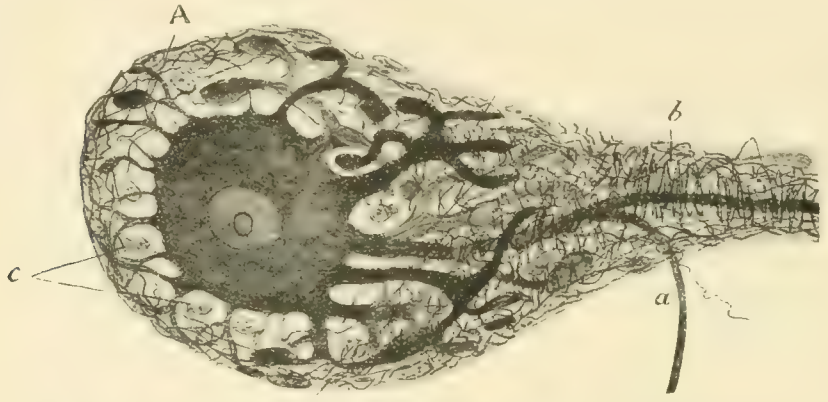


Fig 13. Grenzstrangzelle des Menschen in ihrer Kapsel n. CAJAL. A. Kleine subkapsuläre Dendriten oder Läppchen. a. postganglionärer Achsenzylinder. b. ist ein Dendrit, umgeben von Spiralfibrillen eines praeganglionären Achsenzylinders. c. = Kapselzellen.

Die Grenzstrang-Ganglien selber entsenden ihre Axonen zu mehr peripher gelegenen Zellklomplexen oder Organen. Diese Axonen, welche viel zahlreicher sind als die in den Ganglien eintretenden Fasern, werden als *postganglionäre Fasern* bezeichnet. Sie führen niemals Markscheiden, daher *Rami grisei*, doch weisen ebenfalls viele Kollateralen auf, welche sich wieder um mehrere postganglionäre Ganglienzellkomplexe oder mehreren Effektoren [1]) verästeln.

Die Verkümmerung des sensiblen Systems und die so sehr auffallende periphere Anhäufung von effektorischen Sympathikuszellen, sowie die starke Kollateralverästelung ihrer Axonen hängen zusammen mit der Tatsache, daß zich in jenem System viele Reflexe nur mittels Axonen und deren Kollateralen (Axonreflexe; LANGLEY*) abspielen, indem Kontraktionszustände an gewissen Stellen der Eingeweide zu gleicher Zeit als Reize wirken, welche via Kollateralen auf andere Abschnitte übertragen werden, dadurch die „Sympathie" — das „Zusammenarbeiten" — der einzelnen Abschnitte verursachend, welche dem System seinen Namen* [2]) *gegeben hat.*

1) Glatte Muskulatur der Eingeweide und der Haut mit deren Drüsen und Gefäße. Diejenigen, welche sich zu der Haut begeben, begleiten die sensiblen Hautnerven, deren Rami comm. grisei sie bilden.

2) Der Name Sympathicus ist noch allgemein in Gebrauch aber wird oft reserviert für denjenigen Abschnitt, der mit dem Brustmark und oberen Lumbalmark korrespondiert. Die anderen, kranialen und sacralen Abschnitte werden als para-sympathische Abschnitte bezeichnet (LANGLEY). Der sympathische Abschnitt sendet Fasern zu allen Teilen des Körpers, und der Extremitäten; der para-sympathische nur zu bestimmten Teilen. (LANGLEY; siehe weiter Fig. 100.)

Hieraus erklärt es sich auch, daß die meisten Reflex-Reize der Eingeweide unter normalen Verhältnissen nicht in die bewußte Sphäre des Nervensystems eintreten, sondern wie in einem System für sich — wie in einem „autonomen System" sich abspielen, weshalb man das sympathische System, namentlich das der Eingeweide (siehe Fig. 100) auch wohl als *„autonomes System"* dem „Zentralnervensystem" gegenüber stellt.

Es ist nicht befremdend, daß das besondere Verhalten der Reizübertragung in dem postganglionären Sympathikusabschnitt sich auch zeigt in dem Bau und den Verbindungen ihrer Zellen, die wahrscheinlich alle eine reflektorisch-effektorische [1]) Rolle spielen.

Die *Dendriten jener Zellen verbinden sich nämlich unter einander* und bilden eigentümliche Nester und Hohlräume, welche andere Zellen derselben

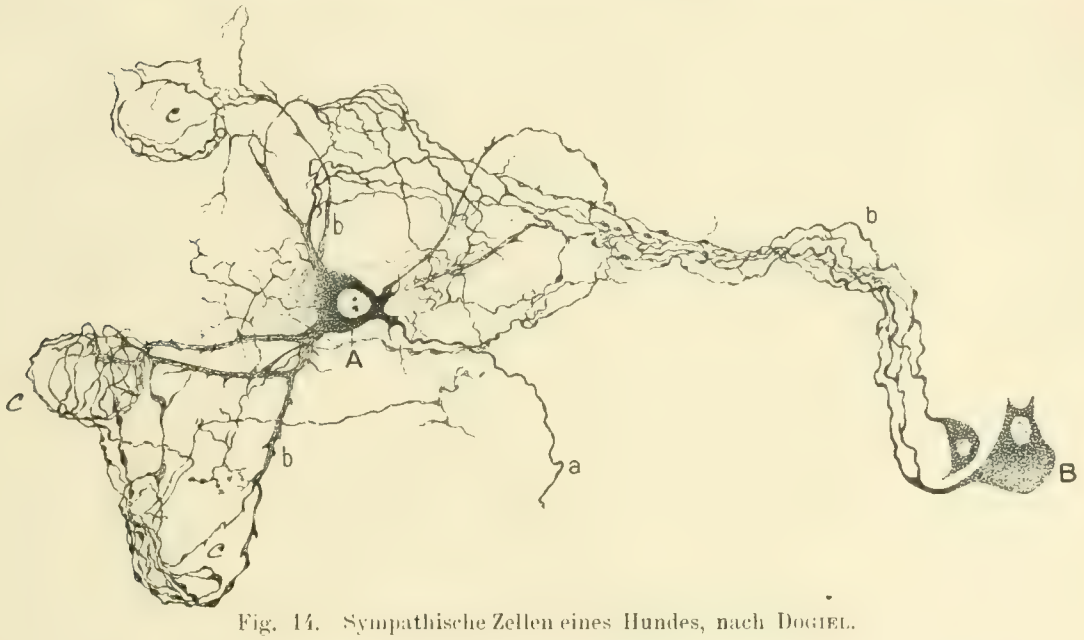


Fig. 14. Sympathische Zellen eines Hundes, nach Dogiel.
A. Sympathische Zelle, welche in dem Zentrum eines Ganglions liegt. B. Sympathische Zellen in einem benachbarten Ganglion. a. Achsenzylinder. b. Dendriten, welche sich bei c. zu Geflechten verknüpfen.

oder naheliegender Ganglien umschliessen (Cajal, Dogiel, Fig. 14; Retzius): ein Verhalten, welches sonst nie in dem Nervensysteme der Wirbeltiere angetroffen wird. Diese intime Verbindung zwischen dendritischen Ausläufern untereinander steht offenbar in vollständigem Widerspruch

1) Cajal beschrieb darin zwar auch Zellen, welche einen langen Dendriten aufweisen sollen, der sich in die Mucosa verästelt, und betrachtet diese Zellen als reine sensible Symphaticus-Zellen. Indessen bedarf diese Annahme noch der Bestätigung und ist es wahrscheinlicher, daß es sich dabei um dendritische Fortsätze handelt, die sich in andere naheliegende Ganglienzell-Komplexe auflösen (Dogiel).

zu der Polarisation des Neurons, welche uns lehrt (s. u.), daß Dendriten nicht mit homonymen, sondern nur mit heteronymen Ausläufern, also nur mit Telodendrien von Achsenzylindern in Verbindung stehen.

Dieses Verhalten spricht denn auch dafür, daß die Reizleitung hier wesentlich eine andere, mehr *primitive* ist als diejenige im Zentralnervensystem und dem mehr diffusen Verhalten in dem primitiven Ganglienzellen-plexusse der Wirbellosen ähnelt.

Namentlich in den sympathischen Plexus der Darmwand, den Plexus von AUERBACH und MEISSNER ist dies auffallend. Wir finden jedenfalls in dem interdendritischen Flechtwerk des postganglionären sympathischen Systems ein an *primitiven Ganglienzellen* erinnerndes, von der polarisierten Anordnung im übrigen Nervensystem abweichendes Verhalten. Die völlige Abwesenheit von Markscheiden an den *postganglionären Fasern* ist damit in Übereinstimmung. Auch die Lage des *Zentrosoms*, wenn es überhaupt nachweisbar ist, scheint verschieden zu sein von der Lage jenes Gebildes bei den zentralen Ganglienzellen, indem es (DEHLER) dem *Achsenzylinder*-abgang gegenüber liegt (vergl. Fig. 15).

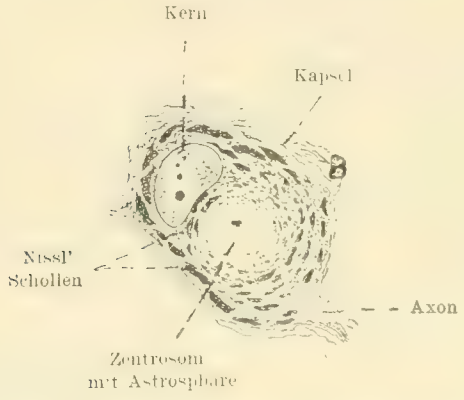


Fig. 15. Lage des Zentrosoms dem Achsenzylinder gegenüber in einer Sympathikuszelle von Rana esculenta. N. DEHLER.

Falls es sich zeigen sollte, daß diese Lage des Zentrosoms der Abgangsstelle des Achsenzylinders gegenüber konstant ist und dessen Lage in den zentralen Nervenzellen dem Dendriten gegenüber sich als konstant erweist, dürfte dies ein Argument mehr sein für die Annahme, daß der Axon hier auch die Funktion eines Dendriten haben kann, und die Mehrzahl der Reize, welche den sympathischen Zellen zugeführt werden, diese am Axon entlang erreichen (*Axon-Reflexe* LANGLEY's).

Zu Gunsten dessen spricht auch die periphere Verlagerung dieser Zellen, welche in der Richtung des Axons, anstatt wie im Zentral-Nervensystem in der Richtung der Dendriten stattfindet (*Neurobiotaxis*) während der Entwicklung.

Im *allgemeinen kann man sagen, daß in dem sympathischen Nervensystem histologisch und physiologisch Verhältnisse vorliegen, welche (namentlich auch in der Meissner'schen und Auerbach'schen Plexus der Darmwand) stark erinnern an die asynaptalen Netzwerke der Evertebraten.*

Ebenfalls als eine besondere Art von Ganglienzellen sind die sogenannten *Amakrinen* [1]) oder *Anaxonen* zu erwähnen, wie sie von CAJAL in der Retina,

1) Das Wort, das von a privans und makron abgeleitet ist, deutet an, daß der lange Ausläufer — der Neurit oder Axon — fehlt; daher auch wohl *Anaxonen*.

von TRETJAKOFF in dem Zentralnervensystem von Ammocoetes beschrieben worden sind. Es handelt sich dabei um — oft ziemlich große — Zellen ohne Achsenzylinder, welche, wie es scheint, nur zahlreiche Dendriten aufweisen. Ihre Funktion ist bis jetzt völlig unbekannt. Es wäre möglich, daß es sich hier um wirkliche primitive Ganglienzellen handelt, bei denen eine Differenz zwischen Dendrit und Achsenzylinder noch nicht vorkommt und deren Funktion nur darin bestehen dürfte, daß sie eine gewisse Diffusion der von ihnen aufgenommen Reize verwirklichen.

Schließlich werden bisweilen *apolare* Ganglienzellen gefunden. Wenn die Beobachtung richtig ist, handelt es sich dabei wohl immer um junge Ganglienzellen, *Neuroblasten* (s. u.), die in ihrer Weiterentwicklung gehemmt sind.

Die innere Struktur der Ganglienzellen und deren Ausläufer.

Die innere Struktur aller Ganglienzellen ist durch zwei Elemente gekennzeichnet, die *Neurofibrillen* und die NISSL'schen *Körper* oder *Tigroïdsubstanz.*

Die *Neurofibrillen* sind zarte Fäserchen, die sich im Zellkörper und in allen Fortsätzen desselben befinden [1]) und keiner Ganglienzelle abgehen, ebensowenig wie den Sinnesnervenzellen.

Sie verästeln sich im Zytoplasma des Zellkörpers und bilden ein kontinuierliches Netz, in dessen Maschen der Kern, die NISSL'schen Körper und eventuell Zenstrosomen und was sonst an inneren Zellstrukturen anwesend ist, liegen.

In den sensiblen Nerven sind die Neurofibrillen oft feiner, wenigstens bei Evertebraten, als in den motorischen (APATHY). Sie setzen sich fort in dem Achsenzylinder und den Dendriten.

Man nimmt im allgemeinen an, daß die Neurofibrillen das spezifische reizleitende Element der Ganglienzellen darstellen, was jedoch nicht genügend bewiesen ist. Sie bilden, meines Erachtens, nicht die einzige reizleitende Substanz des Nerven und es kommt dem Plasma, worin sie liegen, auch eine Rolle dabei zu (vergl. auch KOLMER und WOLFF.)

Eigentümlich ist die von DONAGGIO und CAJAL nachgewiesene Tatsache, daß die Neurofibrillen bei Kälte und Hunger, auch im Winterschlaf der Tiere, spärlicher und dicker werden (Fig. 16).

Die NISSL'*schen Körper* (auch *Chromidialsubstanz* oder *Tigroidsubstanz* genannt) bestehen teils aus eisenhaltigen Nucleoproteiden (SCOTT), welche in der Gestalt unregelmäßiger Schollen im Zytoplasma der Ganglienzelle liegen, sich in Ammoniak lösen und ihrem sauren Charakter gemäß mit basischen Farbstoffen zu färben sind. Die meisten Ganglienzellen sind damit ausgestattet, nur die kleinsten scheinen frei davon.

In den großen motorischen Zellen (siehe Fig. 6 und 17) sind sie ziemlich grob und eckig, in den Spinalganglienzellen kleiner und mehr wie Körner.

[1]) Nach VAN GEHUCHTEN fehlen sie in den Processus moniliformes (Dornfortsätze) (vergl. Seite 13), was jedoch noch einer genauen Nachprüfung bedarf.

Nissl hat die Zellen je nach der Form, Anordnung und Reichtum dieser Schollen als arkyochrome, gryochrome, pyknomorphe etc. bezeichnet. Für eine ausführliche Beschreibung jener Formen verweise ich nach seiner Darstellung.

Die Tigroidmassen liegen zwischen den Neurofibrillen, auch in den Dendriten, fehlen aber dem Achsenzylinder und ebenso seiner Einpflanzungskegel, der Axonhügel (siehe Fig. 6).

Nach Cowdry gelingt es nicht, sie als solche in frischen Zellen zu sehen, und müssen wir annehmen, daß sie im Leben eine mehr oder weniger viskös-flüssige Masse bilden.

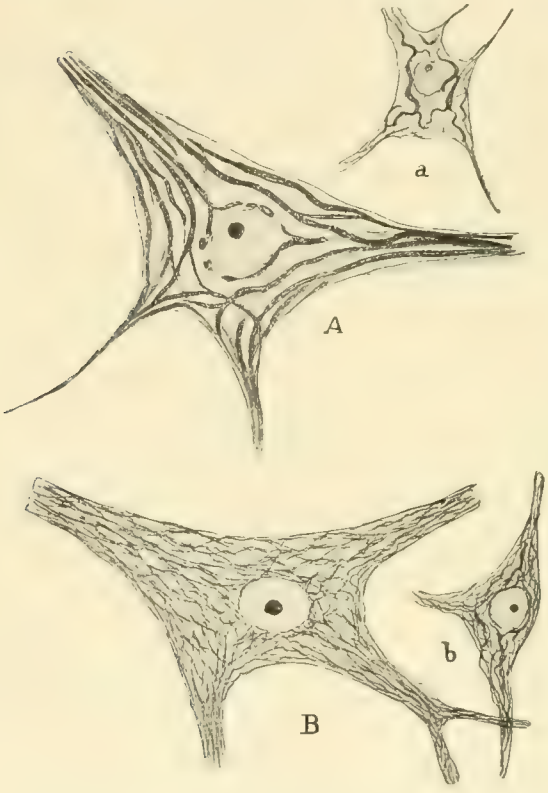


Fig. 16. Form der Neurofibrillen bei einer Eidechse. A. und a im Winterschlaf, B. und b in wachendem Zustande nach einigen Stunden Erwärmung der Tiere auf 30° C.; n. Cajal.

Die Nucleoproteiden jener Körperchen entstammen dem Kerne (Holmgren, Scott, Cameron). Nach Holmgren soll sogar die Zentrosphäre dabei eine Rolle spielen, und viele Autoren nehmen an, daß die Wanderung der Nucleoproteiden aus dem Kerne die Ursache ist, daß darin nur so wenig Chromatin zurückbleibt und infolgedessen der Kern in tigroidreichen Ganglienzellen sich zeigt, wie ein helles Bläschen, worin nur der sog. Nucleolus die Chromatinreaktion ergibt (Fig. 6 und 17). Eine Tatsache ist, daß in den schollenarmen, kleinen, sog. Körnerzellen der Kern noch mehr Chromatin enthält (karyochrome Zellen Nissl's) und daß beide — das Chromatin und die Nissl'schen Schollen — durch Nuclease (ein Ferment) verzehrt werden (van Herwerden).

Die Nucleoproteiden sind nicht der einzige Bestandteil der Tigroïd-Körperchen.

Schon Held hat darauf hingewiesen, daß neben dem basophilen Bestandteil derselben eine mehr azido- oder neutrophile Substanz vorkommt.

Schon die Tatsache, daß die Körperchen zuerst an der Peripherie der Zelle deutlich auftreten (v. Biervliet) spricht dafür, daß andere Substanzen bei ihrer Ausbildung eine Rolle mitspielen.

Nach Holmgren, der dies bestätigte, handelt es sich dabei um eine mit Osmium färbbare Lipoidsubstanz, welche ihnen durch das Trophospongium (s. u.) übertragen wird.

Die Tigroidsubstanz kann bei Erkrankungen und extremer Ermüdung verschwinden, namentlich auch nach Durchschneidung des Achsenzylinders (*Tigrolyse:* Fig. 17 rechts). Der Kern wird dann unregelmässig und nimmt eine Randstellung in dem meist stark geschwollenen Zelleib ein.

Wie bereits oben erwähnt, unterscheidet sich der Achsenzylinder durch das Fehlen der Tigroidsubstanz (Fig. 6) und außerdem dadurch, daß er einen viel größern Gehalt an Alkali [1]) und Chlorverbindungen aufweist, eine sehr wichtige Tatsache, worauf ich bei der Behandlung der dynamischen Polarisation des Neurons zurückkommen werde, weil diese Salze auf das Leitungsvermögen (Mac Donald, Macallum, Menten, Sherrington) und meines Erachtens auch auf die Wachstumsrichtung des Axons einen erheblichen Einfluß ausüben.

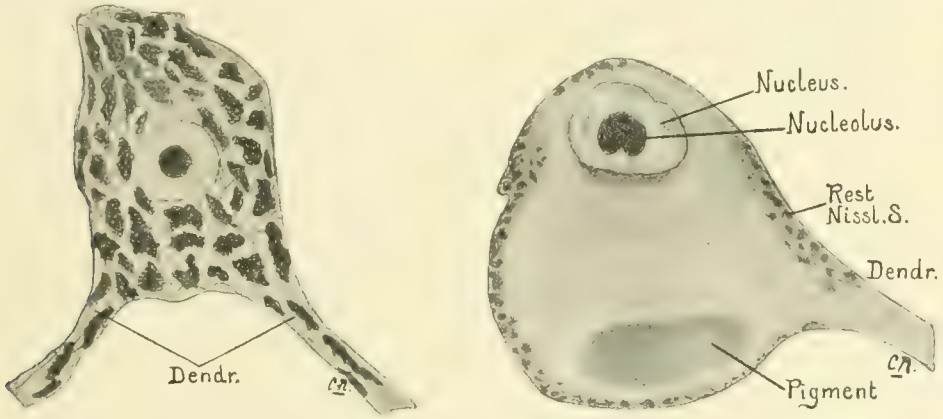


Fig. 17. Links, normale Pyramidenzelle aus der motorischen Rindenregion (Area giganto-pyramidalis) eines erwachsenen Mannes. Rechts eine tigrolytische Zelle.

Zu den Substanzen, welche allen Zellen des Körpers und auch den Sinneszellen und Ganglienzellen eigen sind, gehören die *Mitochondrien.*

Diese dürfen nicht mit den Nissl'schen Körperchen verwechselt werden, von denen sie sich durch ihre Löslichkeit in Alkoholäther und Essigsäure und ihre Zusammensetzung als Phospholipinalbumin [2]) unterscheiden (Cowdry).

Die Mitochondrien sind sicher ein Ausdruck der Zelltätigkeit (Cowdry) und, obschon bis jetzt darin nur selten (bei Hyperthyriodismus: Goetsch) besondere Reaktionen wahrgenommen wurden (Strongman, Mc Cann), ist es doch bei pathologischen Prozessen, namentlich bei Azidosis (Cowdry), angemessen, sie zu beachten.

[1]) Nach Macallum handelt es sich dabei um Na, nach Mac Donald um maskiertes Kalium.

[2]) Regaud, Fauré-Fremiet, Lowschin, Mayer, Rathery und Schäfer.

Sie kommen in allen Abschnitten des Neurons vor, am meisten aber in dem Zellkörper und den Dendriten, und eigentümlich ist manchmal ihre Anhäufung um den Axonhügel (vergl. Fig. 18).

Ein viel diskutierter Bestandteil der Ganglienzellen ist GOLGI's *innerer Netzapparat*, ein Retilulum von Fasern, welches größtenteils aus Lipoiden besteht (Fig. 19).

Er wird auch in den Sinneszellen und sogar in deren Stützelementen angetroffen (DE CASTRO).

Es ist manchmal schwierig, die Mitochondrien (vergl. hierzu auch NUSBAUM) von dem innern GOLGI'schen Netzapparat zu unterscheiden. Dabei ist zu beachten, daß der Netzapparat GOLGI's immer hauptsächlich um den Kern herumliegt und nur ausnahmsweise in die dendritischen Fortsätze tritt (SANCHEZ), nie in den Achsenzylinder.

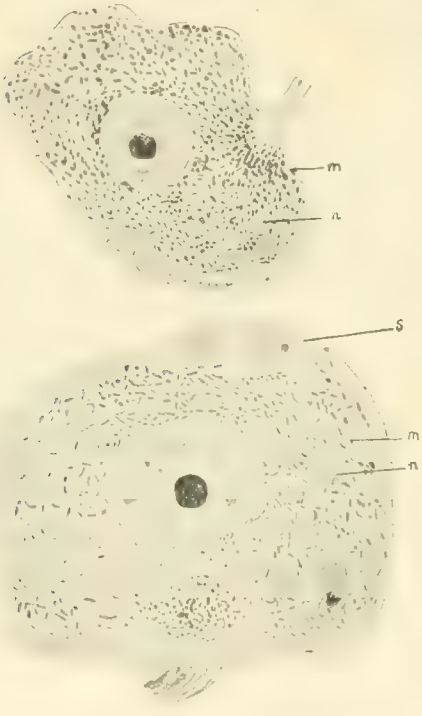


Fig. 18. Spinalganglienzellen n. COWDRY.
Oben menschliche Zelle.
Unten eine solche des Meerschweinchens. Mitochondria = m; NISSL'sche Körperchen = n; Scheidenzelle = S.
Man beachte die Anhäufung von Mitochondrien um den Axonhügel.

Manche Autoren (MISCH, SJÖVALL, BERGEN) meinen, daß dieser Apparat gänzlich unabhängig sei von HOLMGREN's *Trophospongium* (Fig. 20), wie man die *von außen her* in die Ganglienzelle eindringenden und dort netzartig zusammenhängenden Fortsätze von Gliazellen bezeichnet, welche mit dem Stoffwechsel zu tun haben (*Trophozyten* von HOLMGREN) und mit Kapillären oder Lymphspalten (LEWY) zusammenhängen. HOLMGREN hat es indessen wahrscheinlich gemacht, daß der innere Netzapparat eine plasmophore Einrichtung ist, ähnlich wie dies von ihm in den quergestreiften Muskelfasern nachgewiesen wurde und welche stark geladen sein kann mit Lipoïdkörnern, welche den NISSL-Körperchen zugeführt werden (vergl. auch NEMILOFF).

Diese Fortsätze können durch zentrale Verflüssigung auch umgewandelt werden in fein kontourierte Kanälchen (HOLMGREN), was namentlich bei Erschöpfungszuständen (auch nach intravaskulärer Adrenalininjektion) der Fall ist, wie HOLMGREN experimentell nachweisen konnte.

Unter den Gebilden, die nur dann und wann in der Ganglienzelle gefunden werden, nenne ich die *Kristalle* (KOLMER) und die dunklen *Pigmente*, wie zie z.B. in den Ganglienzellen der Substantia nigra im

Mittelhirn und des Locus coeruleus der Säuger vorkommen, dann die *Lipochrome*, welche sehr reichlich verbreitet sind. (Fig. 6 und 17). Es handelt sich dabei um gelblich gefärbte, fettähnliche Stoffe, die bei vielen Wirbeltieren und auch bei Wirbellosen (Mollusken) vorkommen. Nach Biondi sind es Mischungen von Lipoiden und Neutralfetten.

Man findet sie auch in den Gliazellen und in der Adventitia der Gefäße.

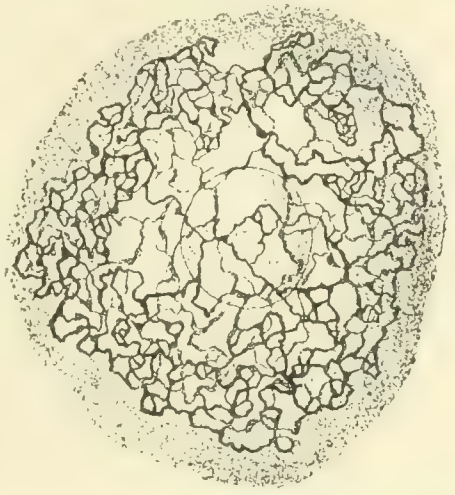


Fig. 19. Golginetz in einer Spinalganglienzelle des Hundes, n. Golgi.

Fettstoffe spielen überhaupt in dem Aufbau des Nervensystems eine große Rolle[1]). Nach einigen Autoren (Overton, Göthlin) sind die Ganglienzellen selber immer mit einer dünnen Lipoïdmembran umgeben — was bis jetzt aber nicht bewiesen ist. Wohl ist bei den Vertebraten manchmal der Neurit und ausnahmsweise (Spinalganglienzelle) auch ein Dendrit mit einer *Myelinscheide* d. h. mit einer Schicht von Lezithin (einem Phospho-lipin) und Protagon umgeben, welche einen isolierenden Einfluß ausüben soll.

Nur die Endverästelungen bleiben davon immer frei und in den peripheren Nerven ist die Myelinscheide auch dort unterbrochen, wo die Schwannschen Zellen (s. u.) an einander grenzen (*Ranviersche Schnürringen*).

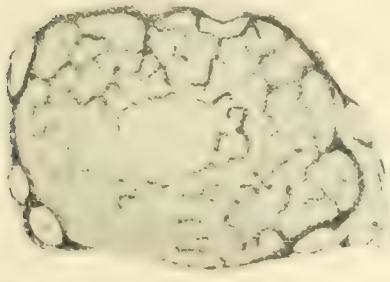


Fig. 20. Spinalganglienzelle eines Kaninchens mit Trophospongium und in die Zelle eindringenden Trophozyten (Scheidenzellen) n. Holmgren.

Das Myelin bildet sich in diesen Schwannschen Zellen manchmal tropfenweise in der Umgebung des Kernes (Fig. 21 oben).

In den seltenen Fällen, in denen man bei Evertebraten Myelin begegnet (in den Neurochorden des Regenwurmes und einigen Nervenfasern von Krustazeen), scheint es sogar immer in dem Hüllgewebe zu liegen und von diesem ausgeschieden zu werden.

Inzwischen entsteht die Markscheide meistens schichtweise und scheiden meines Erachtens die Primitivfibrillen selber auch Myelinsubstanz aus. Namentlich die Tatsache, daß im Zentralnervensystem Myelinscheiden vor-

[1]) Die Tatsache, daß narkotisierende Mittel (Chloroform, Aether, Alkohol) oft fettlösende Stoffe sind, wird von einigen Physiologen (Overton) damit in Verbindung gebracht, dem indessen von Moore und Roaf widersprochen ist (Proc. Roy. Soc., London, 1906).

handen sind, obschon dort keine SCHWANN'schen Scheiden vorkommen (und nur ausnahmsweise Gliazellen mit Myelintropfen auf den Achsenzylindern

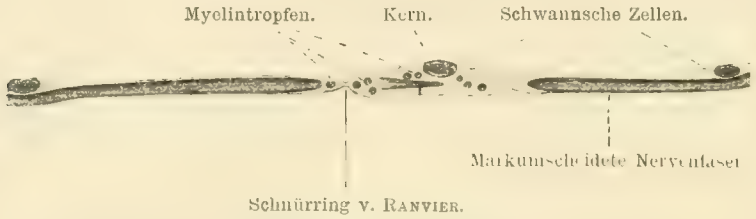


Fig. 21 A. Nervus popliteus eines Rinderfoetus von 45 cm. Länge. Die Bildung des Nervenmarkes.

Fig. 21 *B*

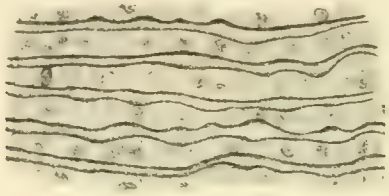


Fig. 21 *C*

Fig. 21 B und C. Aus den Vordersträngen des Rückenmarkes eines Rinderfoetus von 32 cm. Länge.
B Gliazellen mit Myelintropfen auf Markumscheidete Fasern.
C Markumscheidete Fasern ohne solche Zellen.

gefunden werden; Fig. 21 C) beweist, daß die primitiven Achsenzylinderfortsätze zur Ausscheidung des Myelins fähig sind.

Welche physikalisch-chemischen Prozesse hierbei eine Rolle spielen dürften werde ich am Schluß dieses Kapitels besprechen.

Hier möchte ich nur noch erwähnen, daß das Myelin an den Nervenfortsätzen der Sinnesnervenzellen fehlt oder wenigstens farblich nicht nachweisbar ist. Die dünne Schicht, welche von einigen Autoren (AMBRONN und HELD) um die Fila olfactiva des Hechtes nachgewiesen wurde, ist m.E. nicht als Markscheide zu deuten.

Interessant ist, daß die Leitungsschnelligkeit darin auch viel geringer ist (0,7 M. pro Sek. gegen 40 bis 120 M. pro Sek. in markhaltigen Nervenfasern). Ich glaube denn auch annehmen zu müssen (vergl. auch GÖTHLIN) daß die Ausscheidung des nicht leitenden Myelins aus den Primitivfasern die Propagation des Reizes in jenen Fasern erheblich verschnellt (s. u.).

Schließlich ist noch zu den inneren Strukturelementen der Neuronen das *Neurokeratin* zu erwähnen, welches wie ein Skelett von sehr widerstandsfähiger Substanz die Markscheide durchzieht. Es bildet sich mit der ersten Bildung jener Scheide als ein Maschwerk, welches offenbar mit der SCHWANN'schen Scheide zusammenhängt und manchmal in sehr regelmäßiger Weise (Trichter von CATTANI und REZZONICO) sich ordnet und die LANTERMANN'schen Schnürringe veranlaßt (siehe Fig. 4).

Über *die Ontogenie der nervösen Elemente* ist zu bemerken, daß dieselbe zwar im allgemeinen aus dem Ektoderm hervorgehen, daß dies aber nicht immer der Fall ist.

Bei den niedersten, mit einem Nervensystem ausgestatteten Tieren, den Coelenteraten, liefert auch das Entoderm Ganglienzellen, und das ventrale Nervensystem der Krinoiden soll mesodermaler, nicht ektodermaler Herkunft sein.

Auch die Sinneszellen sind nicht stets ektodermaler Herkunft. Nach JOHNSTON bilden sich die ersten Geschmacksknospen im Entoderm. Junge Sinneszellen, aber auch junge Ganglienzellen, welche apart vom Zentralnervensystem in der Haut angelegt werden, nennt man *Plakodenzellen*. Sie führen keine Tigroidsubstanz und wachsen von der Außenwelt nach innen zu: stimulo-fugal.

Die junge, sehr teilungsfähige *Ganglienzelle*, welche noch nicht die Gestalt und die Eigenschaften der ausgebildeten Ganglienzelle hat, wird *Neuroblast* genannt, solange sie keine Dendriten aufweist. In diesem Stadium führt sie auch noch keine Tigroïdsubstanz, und sie kann sich während der Entwicklung in der von der Wachstumskeule des Axons angegebenen Richtung verlagern, also stimulo-petal.

Später entwickeln sich die Dendriten, etwa zur selben Zeit als die Tigroidsubstanz. Die Zellen können dann eine Verlagerung in der Richtung eines Dendriten aufweisen, der sich dementsprechend verkürzt in stimulo-petaler Richtung.

Über die Bedeutung dieser Erscheinungen siehe bei *Neurobiotaxis*.

Die *Neurofibrillen* entstehen eher als die Tigroidsubstanz und fangen sogar schon an sich zu bilden, wenn der Neuroblast noch keine Fortsätze, sogar noch kaum den Anfang eines Achsenzylinders aufweist, und die Zellen bloß mittels Plasmodesmen untereinander verbunden sind.

Es ist auffallend (HELD), daß die fibrillogene Zone, welche zuerst auftritt an der Stelle, wo der erste Ausläufer, der *Achsenzylinder*, hervorgehen wird, immer mit der Lage der beiden zusammenliegenden *Zentrosomen* zusammenfällt, was zu Gunsten der REIZ [1])-rezeptorischen Funktion der Diplosomen spricht. In Uebereinstimmung damit ist, daß in ausgewachsenen Ganglienzellen die Zentrosomen gerade sehr oft dem Hauptdendriten gegenüber liegen, (siehe Fig. 12).

Die Fibrillen gehen aus Reihen lang ausgezogener Körner hervor, welche miteinander zusammenfließen. Ebenso wie diese Körner vermehren sich die Neurofibrillen durch Spaltung.

Auch die Sinnesnervenzellen bilden ihr eigenen Fibrillen, die Sinneszellen aber nicht. In den Zellen der GRANDRY'schen, VATER-PACINI'schen Körperchen, sowie in den Geschmackszellen und andern Sinneszellen wachsen sie von den Nervenfasern hinein wie LONDON, KOLMER, BOEKE und HERINGA nachwiesen. (Ueber ihr Verhalten zu den Lemnoblasten oder SCHWANN'schen Zellen s. u.)

Die frühere Auffassung daß im Nervensystem nach der Geburt keine Mitosen mehr vorkommen in den Ganglienzellen, ist in der letzten Zeit widerlegt, namentvon HATAÏ und AGDUHR.

Auch die Zentrosomen wurden, wie ich bereits oben erwähnte, bei Vertebraten von LENHOSSEK, BÜHLER, SCHÄFFER, HOLMGREN in den Spinalganglienzellen verschiedener Tiere, von MANN, DEHLER in Sympathicuszellen, von BÜHLER und HATAI in verschiedenen Ganglienzellen des erwachsenen Zentralnervensystems nachgewiesen.

Nach RIO HORTEGA lassen sie sich bei geeigneter Impregnation fast immer auffinden. M. Erachtes spielen sie dann eine Rolle bei der Reizaufnahme [2]), gerade wie die Diplosomen an den Sinneshaaren der Sinneszellen.

[1]) REIZ im allgemeinsten Sinne genommen, als Einfluß.

[2]) An anderer Stelle (Handelingen van het Ned. Natuur- en Geneesk. Congres, Den Haag, 1917) habe ich darauf hingewiesen, daß es wahrscheinlich ist, daß auch bei der

Die Verknüpfungen der nervösen Elemente unter einander. Zentralorgane.

Daß die Verknüpfungen der *Sinnesnervenzellen* mit Ganglienzellen mittels Telodendrien ihres Nervenfortsatzes stattfinden, habe ich bereits erwähnt (vergl. Fig. 11 B). Auch die Tatsache, daß die *reinen Sinneszellen* immer durchwachsen werden von Fibrillen des sensiblen Neurons, das ihre Reize weiterleitet, ist oben betont. Die *Verknüpfungen der Ganglienzellen* selber finden in verschiedener Weise statt.

Fig. 22. Zellen aus dem Nucleus trapezoides der Katze n. VERATTI. Verschiedene Formen von Endkörben (aus EDINGER's Vorlesungen).

Die *primitiven Ganglienzellen* haben Fortsätze, welche breit und wenig verästelt sind und unter einder anastomosieren. Sie hängen meistens mit ihren Nachbarzellen, nur selten mit weiter entfernten Zellen zusammen (Fig. 5).

Die Neurofibrillen gehen dabei von der einen Ganglienzelle in die andere über (APATHY).

Die *höheren Ganglienzellen*, die *Neuronen*, dagegen haben reichverästelte Fortsätze, die sich über große Strecken ausdehnen können. Ihre verbindung geschieht nur mittels heteronomer Ausläufer.

Die Schaltung der Axonen kann sowohl stattfinden an den Dendriten (Fig. 24 rechts) als mit dem Zelleib (Fig. 22). Findet der Kontakt unmittelbar mit der Zelle statt, dann können die Neurofibrillen manchmal kontinuierlich von dem einen Neuron in das andere übergehen, wie bei den Purkinjezellen nachgewiesen wurde durch BIELSCHOWSKY, WOLFF und OUDENDAL (Fig. 23). —

Ein solches Anastomosieren der Neuronen und der mehr oder weniger *synzytiale Charakter des Nervensystems* überhaupt (HELD) ist jedoch kein Hinderniss das Neuron als morphologische, namentlich auch gewissermassen als trophische Einheit zu betrachten, wie wir auch die Epithelzellen der Epidermis, welche durch protoplasmatische Brücken verbunden sind, als Einheiten betrachten. *Der Begriff der „Vieleinheit", in dem das „Viele"*

Zellteilung (im Körper) die Zentrosomen eine Rolle spielen bei der Reizaufnahme, d. h. daß sie es sind, welche für extrazellulare Einflüsse zugängig sind, und zu der Realisierung dieser Einflüsse bei der Teilung beitragen. In dieser Beziehung ist es auch interessant, daß die Zentrosomen einzelliger Tiere, auch bei der Teilung, mittels Fäden oft mit der Außenwelt Kontakt halten, genau wie die Sinneshaare (Vergl. auch. Journ. of Comp. Neur. 1919).

ebenso sicher ist als die „Einheit", ist gerade in dem Synzytium des organischen Körpers in typischer Weise ausgesprochen.

Eine solche direkte Fibrillenverbindung, wie sie namentlich in dem Vestibularapparat oft vorkommt, macht den Eindruck, daß sie dem Reiz einen sehr schnellen und ganz bestimmten Ablauf gibt, was bisweilen auch dadurch gefördert wird, daß die Telodendrien des anführenden Achsenzylinders mit ihren Endfüßchen sich direkt um den Einpflanzungskegel des Achsenzylinders (Axonhügel) des zweiten Neurons heften. Man spricht dann von einer *Axonkappe* (BARTELMEZ) Ein Beispiel davon findet man in den MAUTHNER'schen Zellen der Knochenfische (Fig. 24).

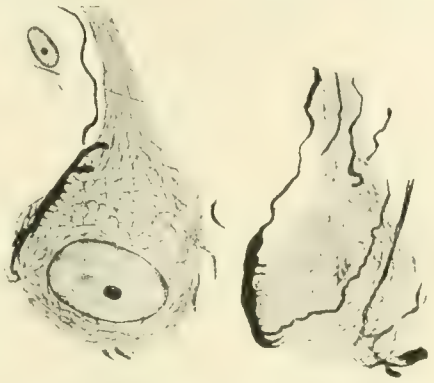


Fig. 23. Übergang der Fibrillen der Korbzellen in den intrazellulären Fibrillen der Purkinje'schen Zellen n. OUDENDAL.

Daß grade der Gleichgewichtsapparat der Tiere so reich ist an intimen interneuronalen Verknüpfungen, dürfte damit zusammenhängen, daß dieselben der schnellen Effektuierung des Gleichgewichtes zweifellos sehr zu Statten kommen (vergl. hierzu die Erörterung über die Synaps am Schluß dieses Kapitels).

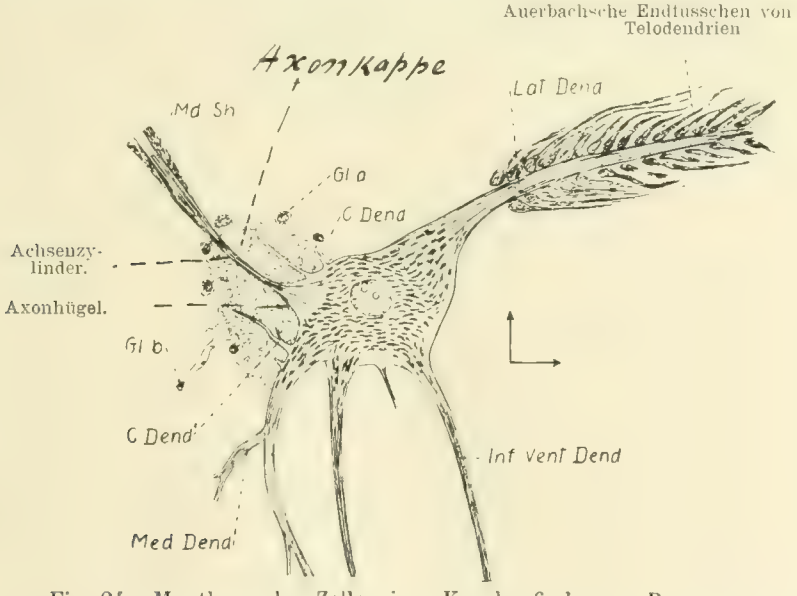


Fig. 24. Manthnersche Zelle eines Knochenfisches n. BARTELMEZ. Man beachte die Axonkappe, welche den Axonhügel umgibt und die AUERBACH'schen Endfüsschen auf den lateralen Dendriten.

Md. Sh. Markscheide des Achsenzylinders Gl. = Gliazellen. C. Dend. = Kleine dendritische Ausläufer, welche in die Axonkappe hineinragen.

Die nervösen Zellen verbinden sich in dieser Weise zu höhern Einheiten, welche man als *Zellplexus*, *Nervenstränge*, *Ganglia* und *Zentralorgane* unterscheidet.

Zellplexussen (von primitiven Ganglienzellen gebildet) findet man bei niedern Wirbellosen. Die Zellen sind dabei gleichmässig verteilt. Aehnliches zeigen die Sympathikuszellen des Darms. Als *Nervenstränge* bezeichnet man Zellplexussen, welche der Länge nach ausgedehnt sind.

Unter *Ganglia* versteht man Anhäufungen von Ganglienzellen, welche morphologisch deutlich hervorragende Bildungen darstellen.

Bereits die Würmer besitzen solche *Ganglien*, und alle höhern Evertebraten und Vertebraten sind ebenfalls damit ausgestattet. Für die letztern ist das Spinalganglion ein klassisches Beispiel.

Komplizierter wird das Ganglion, wenn es neben einer Ganglienzellgruppe ein *Fasernetz* oder *Neuropil(em)* umfaßt. Unter *Neuropilem* hat man dabei die Gesamtmasse aller zum Ganglion gehörigen Ganglienzellfortsätze und besonders ihrer feineren in allen Richtungen hin und her laufenden Verästelungen zu verstehen.

Der Begriff Neuropil(em) wurde bei den ältern Autoren und vielleicht auch jetzt noch gebraucht in dem selben Sinne, wie das *interzelluläre Grau* von Nissl aufgefaßt wird, das heißt als ein diffuses Maschenwerk von Zellfortsätzen.

Wirklich diffus sind die Verknüpfungen aber vermutlich nicht, es handelt sich dabei wahrscheinlich vielmehr um eine große Zahl durcheinander geflochtener Netze, von denen jedes für sich manchmal bloß von anastomosierenden Endverästelungen zweier oder dreier Ganglienzellen gebildet sein dürfte. Dies scheint auch die Anwesenheit scharf umschriebener Leitungsbahnen in einem solchen Pilem besser zu erklären.

Bei den Evertebraten liegt das Neuropilem gewöhnlich in der Mitte eines Ganglions, die Zellen rings darum, wie z. B. bei den Blutsäugern.

Mehrere solcher Ganglien können wieder zu einem gröszern Ganglion verschmelzen, wie man es in dem „*Hirnganglion*" oder dem unteren „*Schlundganglion*" der höhern Würmer und Arthropoden vorfindet.

Diese Tendez, sich zu umfangreicheren Gruppen zu vereinen, sich zu zentralisieren, kommt namentlich auch bei den Ganglien der Insekten vor und gibt dadurch Anlaß zu der Bildung einer Art Zentralnervensystems.

Wann man von einem *Zentralorgan* reden soll, ist nicht immer leicht zu sagen und zwar deshalb, weil dabei neben anatomischen und histologischen Kriterien auch physiologische eine Rolle spielen. Man nennt am besten jene Abschnitte des Nervensystems Zentralorgane, welche überwiegend interneuronale Schaltungen darstellen und somit eine ausgiebige assoziative Funktion haben.

In der Meinung, daß man jede morphologisch scharf umschriebene Ganglienzellgruppe ein Ganglion nennen dürfte, hat man auch verschiedene

Zellgruppen im Zentralnervensystem der Wirbeltiere, welche sehr einfache Verknüpfungen haben, mit dem Namen Ganglion belegt: das *Ganglion habenulae* (Fig. 41 und 423), *Ganglion isthmi* (Fig. 452) und *Ganglion interpeduncolare*. Dies beruht darauf, daß diese Zellansammlungen nicht nur sehr zirkumskript sind, sondern auch meistens etwas hervorragen, d. i. nicht gänzlich in dem *Zentralorgan* verschwunden sind.

Solche Ganglienzellgruppen nennt man aber nach der neuen Nomenklatur lieber *Kern* oder *Nucleus*[1]), obschon die alten Namen so eingebürgert sind, daß es manchmal schwer ist, sie zu vermeiden.

Auch in dem *Zentral-Nervensystem der Wirbeltiere* gibt es ein *Neuropilem*. Es ist hier aber gleichmäßiger zwischen den Ganglienzellen verbreitet und bildet interzelluläre Filzwerke, eben das nervöse Grau Nissls, in dessen Maschen die Zellen liegen (Fig. 25).

Fig. 25. Interzelluläres Grau (Neuropilem).
Links in dem Rückenmark; rechts in der Rinde, n. Retzius.

Während bei den Vertebraten das Zentralorgan sehr deutlich ist, ist es bei den niedern Wirbellosen manchmal nicht möglich, von einem Zentralorgan zu sprechen (vergl. dazu die zusammenfassende Arbeit Droogleever Fortuyns).

Bei Coelenteraten gibt es noch keine Teile des Nervensystems, welche man als Zentralorgane bezeichnen könnte.

Bei Plathelminthen kann man das Hirnganglion (oder die Hirnganglien) und die davon abgehenden longitudinalen Nervenstränge mit ihren Kommissuren und Querverbindungen als Zentralorgane betrachten.

Bei den Anneliden und Arthropoden sind der Schlundring (Hirnganglien, Schlundkonnektiven und unteres Schlundganglion) und der Bauchstrang mit seinen Ganglien, Konnektiven und Kommissuren solche Zentralorgane, wobei man im Hirnganglion und, wenn vorhanden, in dessen Corpora pedunculata ein Zentralorgan höherer Ordnung sehen könnte.

[1]) Um Verwechslung mit dem Zellkern, welche übrigens wohl kaum möglich ist, vorzubeugen, nennen die Amerikaner diese manchmal Nidulus.

Die Verbindungen der Zentralorgane mit der Peripherie.

In den *Verbindungen der Zentralorgane mit der Peripherie* unterscheidet man sensible und effektorische Nervenendigungen.

Von den *sensiblen Nervenendigungen* müssen wir die sogenannten *freien Endigungen* als die ältesten betrachten. Nach STEFANELLI und VITALI handelt es sich dabei um ein reichlich anastomosierendes markloses Netzwerk. Sie bilden bei den niedersten Wirbeltieren die einzigen Endigungen der gewöhnlichen Hautnerven (Fig. 26). Nach JOHNSTON findet man sie dort auch in den intermuskulären Septen.

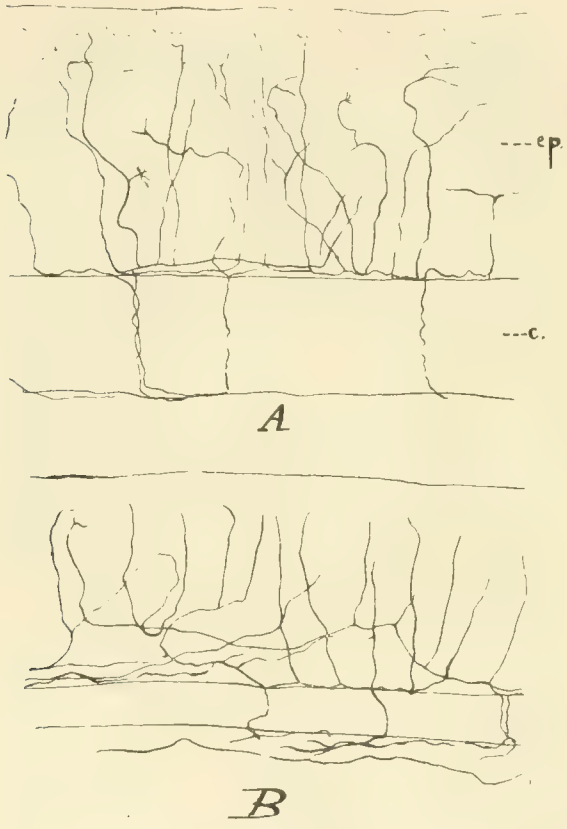


Fig. 26. Freie Nervenendigungen.
A. in der Kopfhaut. B. in der Schwanzhaut von Petromyzon marinus, n. RETZIUS. ep. = Epidermis. c = Cutis.

Wir dürfen daraus schließen, daß diese Endigungen (oder besser dieses Netz), die auch bei höheren Tieren noch vorkommen (in der Cornea, Nagelbett, Hirnhäuten und Eingeweiden z. B.) die primitivsten Empfindungen perzipieren, welche man, weil sie direkt die Lebenserhaltung des Tieres betreffen, als *vitale Empfindungen* bezeichnet (FABRITIUS).

Da die Tiere, welche bloß jene Endigungen haben, nur empfindlich sind für große Temperatur-Schwankungen [1]) und weiter auf chemische und schmerzhafte Reize reagieren und bloß einen groben Berührungssinn aufweisen, muß man annehmen, daß jene freien Endigungen diese Reize perzipieren.

Diese ziemlich groben Reize werden oft, als schädlich für das Leben oder für die Euphorie des Tieres, geflohen — der dadurch ausgelöste Reflex ist daher oft ein *negativer Reflex*, und die freien Endigungen funktionieren hauptsächlich (SHERRINGTON) als *nozirezeptive Endigungen* (nocere = schädigen).

[1]) FABRITIUS, der den Ausdruck „vitale" Empfindungen geschaffen hat, rechnet dazu (auf Gründen, die ich hier nicht etörtern kann; siehe Kap. II) auch die feinere Temperaturwahrnehmungen. Ich nicht.

Doch würden wir meines Erachtens zu weit gehen, wenn wir darin *nur* nozirezeptive Endigungen sehen wollten.

Wenn ein niederes Tier einen Reiz empfängt, den es aufsucht — worauf es also positiv reagiert — dann hat es offenbar einen für seine Euphorie günstigen Reiz empfangen. Nun unterliegt es keinem Zweifel, daß jene Tiere auch *positive Reflexe* aufweisen und zwar auch mittels einer Haut, welche nur freie Endigungen behält. Diese Endigungen müssen also teilweise *gratorezeptiver* [1]) Natur sein.

Im allgemeinen kann man aber sagen, daß das *persönliche Wohlbefinden*, ein Affekt, bei diesen ersten Reiz-Empfindungen ein wichtiger Faktor ist und können wir den Namen *vitale* oder „protopathische [2]) Nervenendigungen (Head) behalten.

Nach Ranson handelt es sich dabei meistens um Endigungen von marklosen Fasern, was jedenfalls manchmal (Cornea, Eingeweide) zutrifft.

Bei höheren Tieren (schon bei Amphibien und Reptilien) treten kompliziertere Rezeptionsorgane auf, von denen ich einige Abbildungen gebe. Die Komplikation, welche wahrscheinlich mit einer feineren Differenzierung der Empfindung zusammengeht, besteht darin, daß die sensiblen Fasern in Verbindung treten mit anderen Zellen, welche bei der Perzeption eine Rolle mitspielen, wenn sie auch nicht solche spezifischen Sinneszellen sind wie die Geschmackszellen und Gehörszellen.

Die primitivste Form einer solchen Verbindung liegt vor in den *Tastmenisci* (Fig. 27 A.), bei denen das Ende der sensiblen Fasern oder ihrer Fibrillen sich mit vielen Ösen, die zusammen und mit dem sie begleitenden Plasma eine Scheibe bilden, gegen die Epithelzellen des Stratum Malpighi legt.

Komplizierter sind diejenigen Organe, bei denen die Zellen, an denen sie enden, unter der Epidermis liegen. Beispiele dessen sind die Krauseschen und Grandryschen Körperchen der Vögel (Fig. 154, 155) und namentlich die Meissnerschen Körperchen (Fig. 27 B.).

Bei den letztgenannten kann man insofern Uebergänge zu den intraepidermalen Endigungen finden, als Teile der Endverästelung des sensiblen Nerven nach oben aus den Grandryschen und Meissnerschen Körperchen hervortreten können (Faser von Timofeew) und sich in die Epidermis oberhalb derselben verästeln (Dogiel).

Meissner's Körperchen sind sehr zahlreich in den Fingerspitzen des Menschen und liegen stets unmittelbar unterhalb der Epidermis, zwischen den Papillen. Die Körperchen von Meissner bestehen wesentlich aus stark-gewundenen Lemnoblastenbahnen, d. h. ihre Nervenfibrillen dringen, ebenso wie bei den Grandryschen Körperchen in Zellen ein, welche sich in Anschluß an die Schwannschen Zellen entwickeln und wie jene als Lemno-

[1]) Von „gratus", dasjenige was Nutzen bringt und angenehm ist.
[2]) Von „protos" zuerst auftretende und „pathos" = Affekt.

Fig. 27. A. Tastscheiben und Tastzellen eines Tasthaares der Maus B. MEISSNERsche Körperchen aus der Fingerkuppe des Menschen. C. HERBSTsche Körperchen aus der Wachshaut der Ente. D. Kolbenförmige, ösenreiche Endigungen der Neurofibrillen zu einem PACINIschen Körperchen aus dem Mesenterium der Katze, n. E. VAN DE VELDE. E, Intraprotoplasmatische Endgung der Fibrillen in einem MEISSNER-Körperchen, n. HERINGA.

blasten (s. u.) zu betrachten sind (Heringa). Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Körperchen der feineren Diskrimination dienen, und somit beitragen zu unseren über den direkten Nutzen hinausgehenden „gnostischen" Wahrnemungen [1]).

Mehr in der Tiefe liegen die Herbtschen und Vater-Pacinischen *Körperchen* (Fig. 27 C. und D.).

Die erstgenannten kommen vor in der Wachshaut der Ente, in der auch die Grandryschen Körperchen vorkommen, und kennzeichnen zich durch einen eigentümlichen perifibrillären Mantel (b) von regelmäßigen Zellen (Fig. 27 C.), welcher seinerseits wieder umgeben ist von einer lamellären Scheide, einer Fortsetzung der Henleschen Nervenscheide.

Die größten Endorgane sind die Vater—Pacinischen (Fig. 27 D), die mit dem unbewaffneten Auge als glasige Tröpfchen wahrzunehmen sind und einen Durchmesser von 1 bis 2 m.m. erreichen. Ihre Gestalt ist meist eiförmig: in ihrem Inneren findet sich ein flüssiger, eiweißreicher Stoff, der von einer Membran umschlossen wird, die an der Peripherie eine Anzahl ovaler Kerne aufweist. Jedes Körperchen ist umgeben von einer großen Zahl von Lamellen (b), die, ebenfalls eine Fortsetzung der Henleschen Nervenscheide, meistens viel zahlreicher sind als die der Herbstschen Körperchen und auch durch einen eiweißreichen Stoff von einander geschieden sind.

Der Achsenzylinder endet in der Mitte in einen ösenreichen Kolben (C).

Die Lage dieser Körperchen ist eine solche, daß man den Eindruck erhält, sie perzipieren tiefere Empfindungen, namentlich Empfindungen des Druckes, der Spannung und der Lageverhältnisse. So finden sie sich sehr zahlreich in der Subkutis (zwischen dem Fett), in den Gelenkkapseln und im Mesenterium.

Diese Körperchen tragen zweifellos dazu bei, uns über den genauen Stand unserer Gliedmaßen zu orientieren, eine Funktion, die oberhalb der Fische (welche keine eigentlichen Gliedmaßen haben) stets eine größere Bedeutung zukommt und wichtig ist als stereognostischer Sinn.

Auch die *Muskeln* und *Muskelansätze* führen sensible Endigungen.

Es sind darin drei Kategorien zu unterscheiden: 1o. Sensible Endigungen in den intermuskulären Septen; 2o. Solche, welche an den Muskeln selber endigen und 3o. Solche, welche an den Sehnen endigen.

Freie intermuskuläre sensible Endigungen, scheinen bereits bei den niedersten Tieren vorzukommen. Johnston wies sie nach bei Petromyzon.

Ploschko und Carpenter beschrieben intermuskuläre Endbäumchen, Knäuel und Netze in der Trachea, dem Magen und Darm der Säuger. Es ist wahrscheinlich, daß dieselben Spannungszustände perzipieren.

Sensible Endigungen auf den Muskeln selber kommen ebenfalls bereits bei den niedersten Fischen vor. *Korbartige sensible Muskelendigungen*

[1]) Von Head epikritische Wahrnehmungen genannt.

wurden von Retzius erwähnt bei Myxine und von Giacomini auch bei Haien, Knochenfischen und Amphibien aufgefunden (*terminaisons en panier*).

Bei den Fischen kommen außerdem *pinselartige Endigungen* vor, die bereits etwas komplizierter sind. Noch kompliziertere Rezeptionsorgane der Muskeln selber sind die *Muskelspindeln*, welche — in geringer Anzahl zuerst auftreten dürften in der Muskelatur des Kaudalherzens der Cyclostomen, wo Allen sie nachwies.

Sie dürften auch bei den höheren Fischen nicht gänzlich fehlen und sind (neben freien sensiblen Muskelendigungen) bereits sehr zahlreich bei den Amphibien (Kölliker und Reichert) und bei den Reptilien (Sihler).

Hier, wie bei den Säugern, findet man in den Muskeln dann und wann eine ganz dünne Muskelfaser, die sich kaum von den anderen Muskelfasern unterscheidet, die aber nur etwa $^1/_8$ bis $^1/_{10}$ des Durchmessers der dicksten Muskelfasern hat.

Verfolgt man eine solche Faser (siehe Fig. 28 A. und B.), so findet man, daß sie an einer gewissen Stelle eine spindelförmige Anschwellung aufweist, welche manchmal auch eine Verdickung des Sarkolemms zeigt, die übergeht in die Henlesche Nervenscheide (Fig. 28, B). An der Stelle, wo die Nervenfaser in den Muskel selber eintritt, hat die Muskelfaser meistens (nicht immer) ihre Querstreifung verloren und führt sie eine viel größere Zahl von Muskelkernen. Ihre Substanz färbt sich dunkel.

Der sensible Nerv (s.), der meistens etwas dicker ist als die motorischen Nerven, verteilt sich mit vielen Verästelungen in die modifizierte Muskelmasse der Spindel in einer Weise, die noch nicht genügend festgestellt worden ist. Man weiß nicht einmal, ob der dunkelgefärbte Inhalt der Muskelspindel, der sich nach beiden Seiten recht weit ausdehnt, eine Modifikation des Sarcoplasmas oder der kontraktilen Substanz ist.

An anderen Stellen können die Muskelspindelfasern auch motorische Nerven erhalten (Fig. 28 links M) und zwar sowohl gewöhnliche als akzessorische Fasern (Agduhr; siehe S. 40).

Die *muskulo-tendinösen Organe* gehören mehr den Sehnen als den Muskeln an und sind, weil die Ausbildung der Sehnen selber etwas rezenter ist als diejenige der Muskeln, als neuere Gewinne zu betrachten.

Nach Pansini sollen sie allerdings bei Selachier und Teleostier nicht ganz fehlen, und damit verwandte Organe (die sog. Endorgane von Rollet und Sachs) sind bei den Reptilien und Amphibien nachgewiesen.

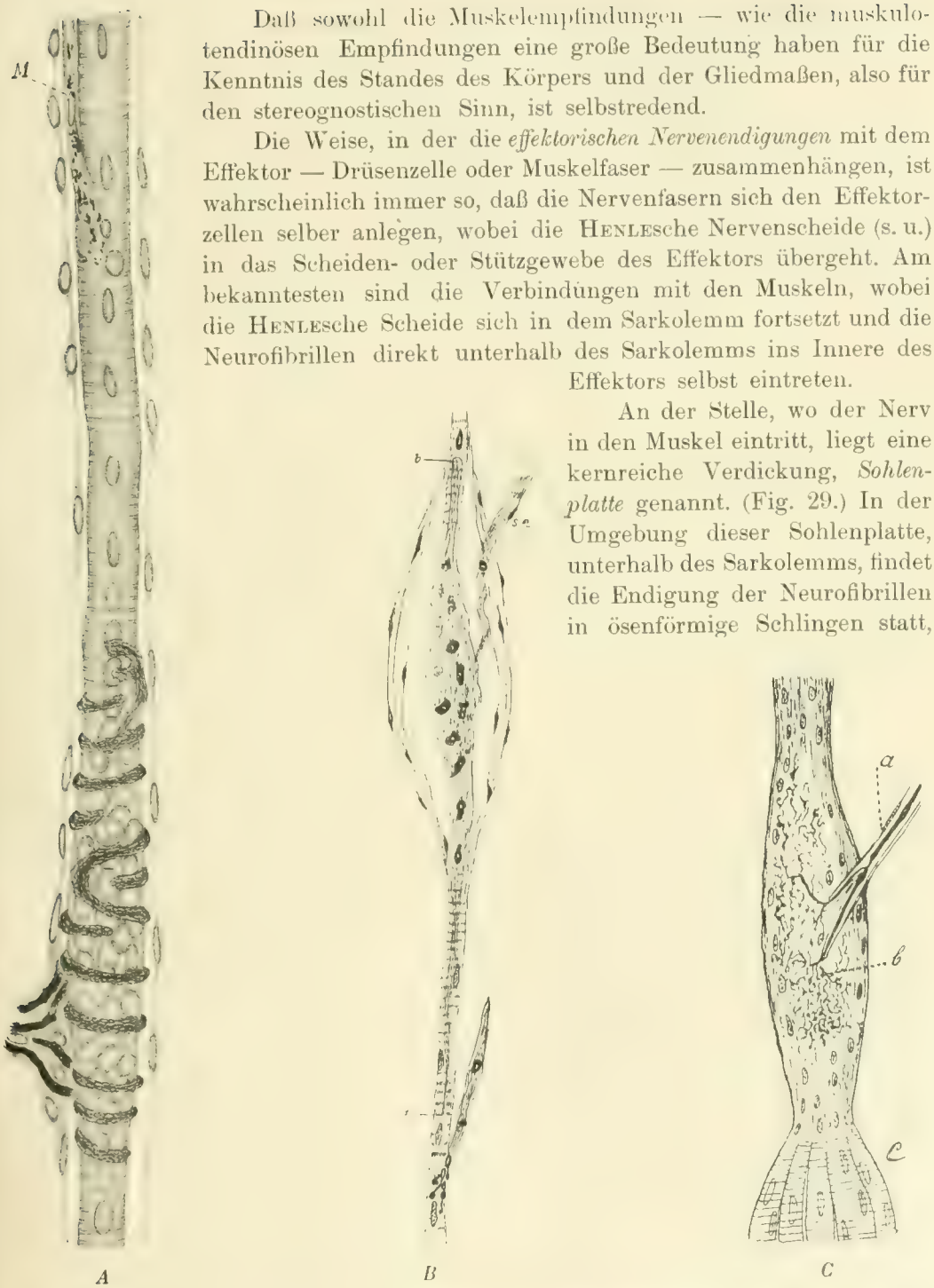
Ihre Struktur ist ohne weiteres aus der hier gegebenen Abbildung deutlich (Fig. 28 C).

[1]) Wie die sehr primitive sensible Muskelendigung der Rohon–Beard'schen transitorischen Zellen stattfindet, ist bis jetzt noch nicht genügend ermittelt. Jedenfalls gibt es in jenem Stadium der Entwicklung noch keine komplizierte sensiblen Muskelendigungen.

Daß sowohl die Muskelempfindungen — wie die muskulotendinösen Empfindungen eine große Bedeutung haben für die Kenntnis des Standes des Körpers und der Gliedmaßen, also für den stereognostischen Sinn, ist selbstredend.

Die Weise, in der die *effektorischen Nervenendigungen* mit dem Effektor — Drüsenzelle oder Muskelfaser — zusammenhängen, ist wahrscheinlich immer so, daß die Nervenfasern sich den Effektorzellen selber anlegen, wobei die Henlesche Nervenscheide (s. u.) in das Scheiden- oder Stützgewebe des Effektors übergeht. Am bekanntesten sind die Verbindungen mit den Muskeln, wobei die Henlesche Scheide sich in dem Sarkolemm fortsetzt und die Neurofibrillen direkt unterhalb des Sarkolemms ins Innere des Effektors selbst eintreten.

An der Stelle, wo der Nerv in den Muskel eintritt, liegt eine kernreiche Verdickung, *Sohlenplatte* genannt. (Fig. 29.) In der Umgebung dieser Sohlenplatte, unterhalb des Sarkolemms, findet die Endigung der Neurofibrillen in ösenförmige Schlingen statt,



A B C

Fig. 28. Sensible Muskelendigungen: A Muskelspindel einer Katze, nach Boeke; B dito einer Schlange, nach Sihler. S = Sensibler, M = motorischer Nerv. C Muskulo-tendinoses Organ, nach Ramony Cajal. a = sensibler Nerv, b = Verastelungen desselben, c = Muskelfasern.

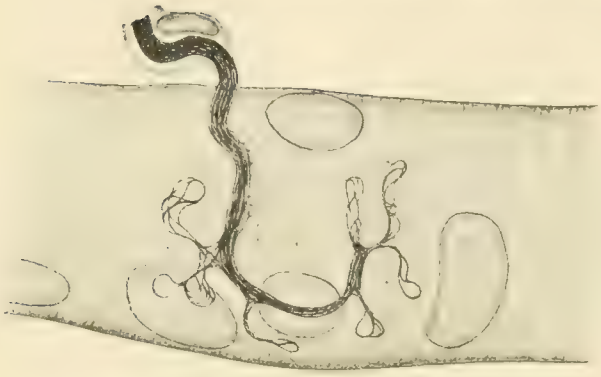


Fig. 29 *A*. Periterminales Fibrillennetz, n. Boeke.

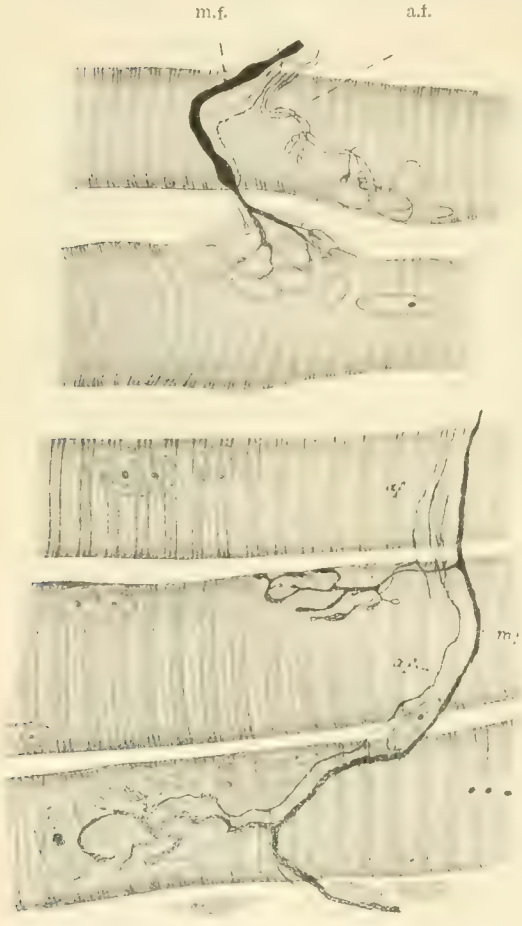


Fig. 29 *B*. Motorische (m.f.) und akzessorische Nervenfasern (a.f.), n. Boeke. — Oben in dem Musc. rectus superior der Katze, unten in der Zunge der Maus.

welche dem Sarkoplasma selber aufliegen und vielleicht mit feinen Zähnchen an die Querstreifung herantreten. Um diese Endausbreitungen der Fibrillen ist außerdem ein von Boeke als *„periterminales Netzwerk"* beschriebenes zartes *intrasarkoplasmatisches* Netzwerk vorhanden, welches mit den Endschlingen der Neurofibrillen anastomosiert (Fig. 29 A), sich aber weniger stark färbt bei Anwendung der Neurofibrillenmethoden. Die neurofibrilläre Herkunft jenes periterminalen Netzwerkes ist denn auch nicht sicher, seine reizleitende Funktion dagegen wahrscheinlich.

Ich habe übrigens bereits in der Einleitung darauf hingewiesen, daß die Reizleitungsfähigkeit keine Eigenschaft ist, die nur den Nerven zukommt und werde weiter unten auch wieder Gelegenheit haben, darauf hinzuweisen (siehe Seite 50 u. w.).

Außer den Endigungen der markhaltigen motorischen Fasern sind von Bremer, Botezat und namentlich von Boeke Endigungen von *marklosen Fasern* in den Muskeln wahrgenommen, welche von Boeke sehr eingehend studiert und als selbständige *akzessorische Fasern* [1]) (Fig. 29 B: a.f.) erkannt worden sind.

Die Funktion jener Fasern kennt man noch nicht. Man muß sie aber als eine sympathische Innervation der Muskeln betrachten,

[1]) Die von Perroncito und Gemelli beschriebenen Kollateral-Fasern sind damit nicht zu identifizieren.

denn sie bleiben in den Armmuskeln intakt nach Durschneidung aller Wurzeln des Plexus brachialis (AGDUHR), was zu Gunsten ihrer postganglionären, sympathischen Natur spricht.

Nur für die Ziliarmuskeln hat BOEKE nachgewiesen, daß ihre akzessorischen Fasern (Katze) schon nach Durchschneidung der Wurzel des Nervus oculomotorius teilweise zu Grunde gehen, dort also teilweise auch Wurzelfasern sind.

Nach der Meinung von S. DE BOER haben die akzessorischen Fasern einen Einfluß auf den Tonus. Indessen konnten weder BOEKE, noch AGDUHR nach Exstirpation des Ganglion stellatum eine Tonusveränderung in den Armmuskeln sehen. Auch BRÜCKE und BARENNE bezweifelen dies. Wir müssen hier m. E. eher denken an den Satz von LANGLEY, daß, wenn ein Gewebe eine doppelte Innervation erhält, der durch die eine Innervation verursachte Effekt gewöhnlich entgegengesetzt ist dem Effekt der anderen Innervation, und ich möchte die Frage aufstellen, ob nicht die akzessorische Innervation die Resultate der Hauptinnervation reguliert, d. h. in Schranken hält.

Das Hüllgewebe der Zentralorgane.

Während die spezifische Funktion des Nervensystems wesentlich abhängig ist von dessen nervösen Elementen und deren Verbindungen mit der Peripherie des Körpers, ist der *Haushalt des Nervensystems* zu einem großen Teil abhängig von dem diese Elemente und das gesamte Nervensystem umgebenden *Hüllgewebe.*

Dieses Gewebe, welches aus verschiedenen Elementen besteht, wurde früher im allgemeinen als „Stützgewebe" bezeichnet. Da seine Funktion jedoch viel weiter geht als dieses Wort besagt und wesentlich die *Metabolie* des Nervensystems beherrscht, ist der mehr neutrale Ausdruck *Hüllgewebe* besser.

Bei den Wirbellosen spielt dieses Gewebe eine viel geringere Rolle als bei den Wirbeltieren, und bei den niederen Wirbeltieren wieder eine geringere als bei den höheren. Dies gilt sowohl für das ektodermale, *gliöse* als für das *mesodermale Hüllgewebe,* wie ich bei der Beschreibung des Rückenmarkes eingehender erörtern werde.

Während bei den Vertebraten leicht nachweisbar ist, daß die *Neuroglia* aus derselben Anlage hervorgeht wie das *Nervensystem* und ektodermaler Herkunft ist — das Bindegewebe ist mesodermal — hält es bei den Evertebraten manchmal schwer, über den Ursprung des nervösen Stützgewebes entwicklungsgeschichtliche Daten zu erlangen. Das ontogenetische Kriterium fehlt dort also manchmal, und dadurch ist es nicht immer möglich, genau anzugeben, wo das eine aufhört und das andere anfängt.

Man erhält nicht selten den Eindruck, daß bei manchen Evertebraten das Bindegewebe die Nerven, Ganglien und Zentralorgane mehr oder weniger direkt mit Hüllen umgibt, während die einzelnen Nervenfasern übrigens meistens nackt sind. Die Coelenteraten und vielleicht auch die Arthropoden sollen keine Glia besitzen. Bei den Würmern und Mollusken soll indessen zwischen den Ganglien-

zellen und Nervenfasern der Zentralorgane (vielleicht auch im peripheren Nervensystem) Neuroglia vorkommen.

Bei den *Vertebraten* ist die Verteilung von Neuroglia und Bindegewebe besser bekannt als bei den Wirbellosen.

Die *Neuroglia*, oder besser gesagt das ektodermale Hüllgewebe, das auch in der Metabolie des Gehirns eine so große Rolle spielt, wird dort im allgemeinen unterschieden in zwei Zellarten: das Ependym und die Glia sensu strictiori, welche aus diesem Ependym hervorgeht.

Das Ependym kann wieder eingeteilt werden in das Epithel der Dachmembranen oder *Chorioidalgewebe* und das Ependym sensu strictiori, das die an den Hirnventrikel grenzende Seite des nervösen Gewebes bekleidet. Letzteres unterscheidet sich von dem Chorioidepithel hauptsächlich durch seinen Wimpersaum und dadurch, daß seine Zellen einen langen Ausläufer aufweisen, welcher in die Substanz des Nervensystems eindringt.

Das *Chorioidepithel* bildet die Plexus chorioidei, welche bei Foeten, also während der Entwicklung, relativ größer sind (Loeper) als beim Ausgewachsenen. (In Uebereinstimmung damit scheint auch, daß sie bei höheren Tieren nie einen so großen Umfang erreichen als bei manchen niederen).

Ihr *Epithel* (Fig. 30) ist insoferne primitiv von Bau, indem es einen einfacheren Zelltypus bewahrt hat. Die Zellen sind meistens kubisch und stets einschichtig, und zwischen den Zellen liegt eine homogene Kittsubstanz, die in tangentialen Schnitten sehr deutlich sichtbar wird (siehe Fig. 30 Hexanchus).

Im Gegensatz zu Studnička und Sterzi muß ich angeben, daß ich auf den Zellen nie einen Haar- oder Flimmersaum wahrnam. Wohl ist ihre nach dem Ventrikel zugewandte Seite oft hyalin und etwas gestreift, was offenbar mit ihrer sekretorischen Funktion zusammenhängt, welche auch die Ursache ist, daß die Zellen an jener Seite manchmal mit einer Präzipitat-Schicht bedeckt sind.

Das Protoplasma der Zellen weist feine Granulationen (Luschka) auf. Dieselben kommen zunächst aus dem Kern in das Protoplasma und vergrößern sich dort, indem sie sich mit einer Membran umkleiden (Galeotti).

Die basophilen Granulationen sind von Schläpfer als *Globulolasten* bezeichnet und sollen mit einer dünnen Lipoidmembran versehen sein. Daneben sollen (Goldmann) azidophile Granulationen vorkommen, welche eine Oxydase enthalten.

Das Chorioidepithel ist so stark vaskularisiert (Fig. 30, Acanthias), daß man seine Zotten als reine Blutdrüsen betrachten kann, in dem Sinne jedoch, daß seine Zellen einerseits Substanzen überführen in den Ventrikelraum, während sie anderseits Abbauprodukte aus der Zerebrospinalflüssigkeit aufnehmen (Pellizi), und in die Blutbahn bringen (fettähnliche Stoffe).

Die in sie eindringenden Gefäße sind meistenteils ausserordentlich weite Kapillaren, deren Endothel oft unmittelbar an den Chorioidzellen liegt [1])

[1]) Namentlich in den Endzotten ist dies der Fall. Dort, wo das Chorioid an die Meninx grenzt, begleitet nicht selten eine gewisse Menge lockeres Meningealgewebe die Chorioidgefäße.

(siehe Fig. 30 Acanthias und Acipenser). Retrahieren sich die Gefäße durch Schrumpfung, dann sieht man manchmal zwischen den Endothelzellen und dem Chorioid nur einen leeren Raum.

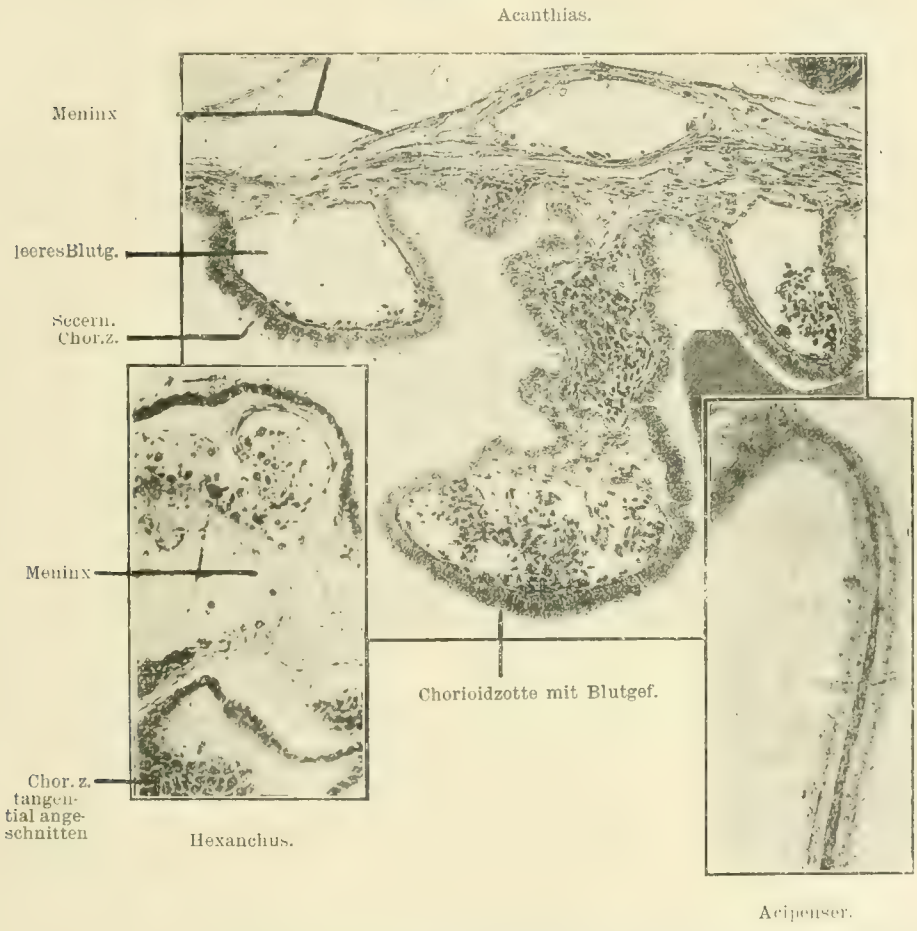


Fig. 30. Chorioidepithel von Acanthias, Acipenser (Ventr. IV) und Hexanchus (Ventr. III). Man beachte den engen Anschluß der Kapillarwand an das Chorioidepithel bei Acanthias und Acipenser und die leicht gefärbten oberen Abschnitte der Chorioidzellen bei Acipenser.

Indessen kann auch eine kleine Menge mesenchymatöses Gewebe der Meninx die Kapillaren begleiten (vergl. Hexanchus).

In diesem Meningealgewebe, das oberhalb der Chorioidzotten reichlicher ist als darin, kommen — namentlich um die Gefäße — manchmal große mononukleäre Zellen vor, ein Art Mastzellen (Sundwall) welche von Goldmann als *Pyrrolzellen* bezeichnet wurden, weil sie sich mit Pyrrolblau stark färben. Dewey hält sie für Lymphendothelien. Ihre Körner färben sich nach meinen Erfahrungen auch stark mit Weigerts-Markscheide-Färbung, und ich bin geneigt, auf Grund dessen ihnen eine Verwandtschaft mit dem Lezithin beizumessen. Ich fand sie auch sehr deutlich bei niederen Tieren (Ceratodus).

Ob es sich dabei um ähnliche Elemente handelt als die, welche Asa Chandler so reichlich bei Lepidosteus fand, halte ich nicht für ausgeschlossen, weil die Körner jenes Tieres sich stark tingiren mit Pikrin, welches bekanntlich auch eine Affinität zum Lezithin der Markscheiden besitzt.

Im Zusammenhang damit ist es interessant, daß Pellizzi darauf hingewiesen hat, daß namentlich während der Myelogenese fettkörnerhaltige Zellen in dem perivaskulären Gewebe sehr zahlreich sind.

Es zeigt sich, daß es sich beim Chorioid um eine Drüse handelt, welche in den Ventrikel sezerniert und anderseits Stoffe in die Lymph- und Blutbahn bringt. Diese Drüse spielt auch noch dadurch in dem Metabolismus der das Hirn durchspülenden und umspülenden Flüssigkeiten eine überaus wichtige Rolle, weil sie manche Stoffe, die in der Blutbahn vorkommen oder die in diese eingeführt werden, nicht in das Nervensystem durchläßt (unter ihnen auch einige Antitoxine, wie dasjenige des Tetanus und der Diphtherie, Gallpigmente und einige medikamentöse Substanzen; Meyer und Ranson).

In dieser Beziehung weist das Chorioidalgewebe also eine Ähnlichkeit mit der Plazenta auf (daher „*Placenta cerebralis*"). Von großer Bedeutung in dieser Hinsicht ist auch die von Loeper und Goldmann erwähnte Tatsache, daß das foetale Chorioidgewebe reich ist an *Glycogen*, bekanntlich ein Nahrungsreservestoff. Es ist wahrscheinlich, daß das Chorioid auch bei der Regulierung des gewöhnlichen und osmotischen Liquordruckes eine Rolle spielt. Hieraus läßt sich vielleicht erklären, daß sich bei den Fischen manchmal eine so mächtige Ausdehnung jener Membranen findet (vergl. Fig. 438).

Daß es sich dabei nicht bloß um einen Dialysationsprozeß handelt, sondern auch um Sekretionsprozesse, darauf weist ihre Beeinflussung durch Pilokarpin, welches — mittels der sympathischen Fasern, welche die Chorioidmembran innervieren — deren Sekretion beeinflußt.

Wie wichtig die Rolle der Adergeflechte ist, geht schließlich daraus hervor, daß ein Frosch nach Abtragung der Plexus chorioidei unter Erscheinung von Erstarrung stirbt (Pellizi).

Während das Chorioidepithel zwischen dem Liquor cerebro-spinalis internus einerseits und den Blutgefäßen (und der extra-zerebralen Lymphe) anderseits als eine selektive und sekretorische Membran eingeschaltet ist und (beim Menschen) nur an der Stelle der *Foramina* von Magendi und Luschka (siehe Kap. III) fehlt, kommt dem *Ventrikelependym*, in den es sich in den Kavitäten des Gehirns und in dem Zentralkanal des Rückenmarkes fortsetzt, daneben auch eine Stützfunktion zu.

Die *Ependymzellen* sind meist kubisch, können aber an gewissen Stellen (z. B. unter der Commissura posterior des Mittelhirns und oberhalb der Com. anterior des Rückenmarkes) eine sehr auffallende hochzylindrische Gestalt annehmen.

Ihre nach dem Ventrikel gerichtete Seite (wenn sie nicht mit Eiweißkoagula bedeckt ist) weist Wimperhaare auf, welche entweder in Büscheln vorkommen oder solitär sind und deren zellulärer Pol in Diplosomen endet.

Diese Haare können selbstständige Bewegungen aufweisen (Valentin u. A.). Die Zellen unterscheiden sich außerdem von den Chorioidzellen durch lange Ausläufer, die radiär durch die ganze Dicke der grauen Substanz ziehen und deren verbreiteten Endfüßchen bei niederen Tieren die *Limitans externa* bilden (Retzius).

Indessen würde man fehlgehen, wenn man den Ependymzellen einen Einfluß auf den Metabolismus der Hirnsäfte abspräche.

Ein solcher Einfluß ist zweifellos vorhanden, wie dies auch durch die eigentümlichen Wucherungen jenes Gewebes bewiesen wird, die ich bei Fischen, Reptilien und Vögeln nachweisen konnte, deren reiche Vaskularisierung und massaler Eiweißbelag auf ihre sekretorische Funktion hinweist (vergl. Fig. 31 *A* und Fig. 438 *A*).

In dieser Beziehung zeigt das Ependym also eine Verwandtschaft mit dem Chorioidepithel. Außerdem lassen sich darin, namentlich bei jungen Tieren und während der Entwicklung, Körner nachweisen.

Die Ependymzellen, die den Zentralkanal des Rückenmarkes und die Ventrikel des Gehirns wie mit einem Deck-Epithel bekleiden bilden auch den Mutterboden der *eigentlichen Gliazellen*, oder besser gesagt: beide, die Ependym- und Gliazellen, gehen aus den primitiven „Spongioblasten" hervor.

Fig. 31 *A*. Sezernierende, stark vaskularisierte Ependymstelle in dem Zwischenhirn eines Reptils.

Die *Gliazellen* wandern allmählich in die Substanz des Nervensystems ein in der Richtung ihres peripheren Ausläufers und verlieren dadurch den Kontakt mit dem Zentralkanal (Fig. 31 *B*). Der periphere Ausläufer atrophiert später auch, und es bilden sich in dem Protoplasma der Zellen sekundäre Gliafibrillen und Ausläufer in verschiedener Richtung.

Man spricht dann von *„autonomen Gliazellen"*, *Astrozyten*, welche indessen meistens untereinander verbunden sind und, je nachdem ihre Ausläufer lang oder kurz sind, in *Langstrahler* und *Kurzstrahler* unterschieden werden. Erstere finden sich namentlich in der weißen, letztere in der grauen Substanz.

Die große Bedeutung der Glia für den Metabolismus des Nerven-

systems geht an besten daraus hervor, daß die Lage mancher dieser Zellen und ihrer Ausläufer und Fibrillen (offenbar auf chemotaktischer Basis) von Gefäßen bedingt (vergl. Fig. 32) und in pathologischen Fällen als *Wanderzellen* von Entzündungsherden beeinflußt wird.

Es läßt sich nachweisen, daß die Gliazellen in solchen Fällen sogar rote Blutkörperchen und Ganglienzellen (Neuronophagie) verzehren. Hieraus geht hervor, daß der Verband mit dem inneren Metabolismus des Nervensystems, der bei den Chorioidmembranen so evident ist, und der

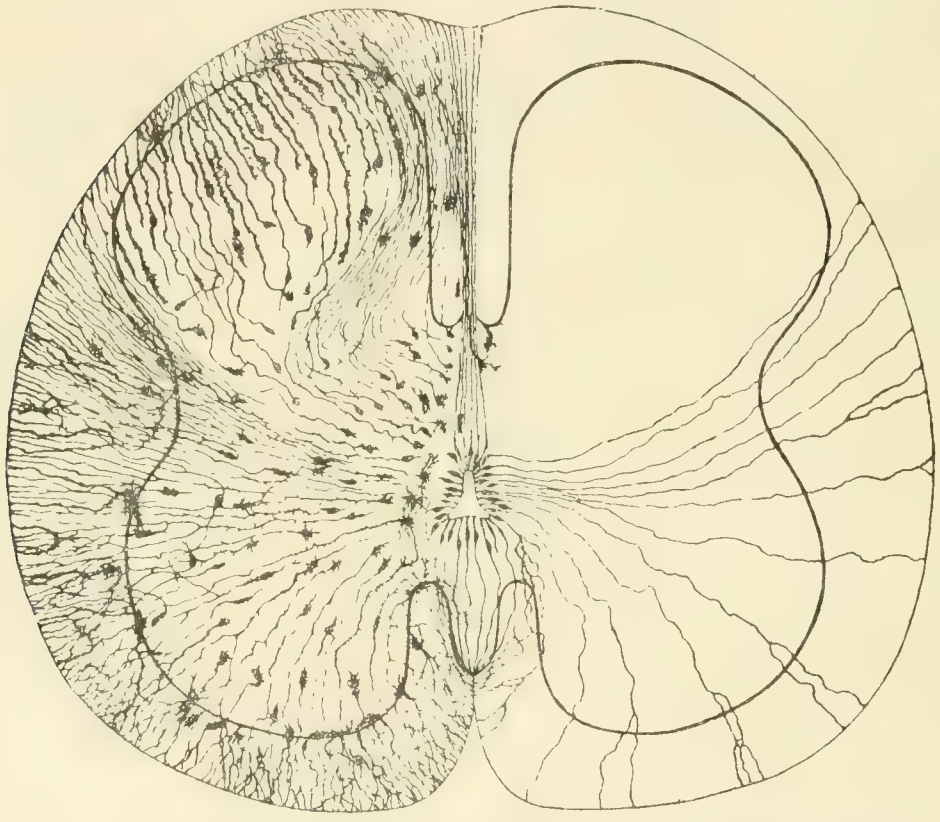


Fig. 31 *B*. Ependym (rechts) und junge Gliazellen (links) in dem Rückenmark eines menschlichen Foetus von 14 cm, nach von Lenhossek.

sich auch beim Ependym nachweisen läßt, bei den gliösen Elementen bleibt.

Ob um die Gefäße die Lage der Endfüßchen von der Gefaßwand selber oder von einem perivaskulären Lymphraum bedingt wird, ist lang umstritten, und ist bei Kapillären vielleicht anders als bei etwas größeren Gefäßen.

Sicher ist, daß die trompetenförmigen *Endfüßchen* der den Gefäßen nahe liegenden Gliazellen (Gliakammerzellen Held's) eine ziemlich geschlossene Membran bilden, die *Limitans vascularis* von Held, ebenso wie die Gliagrenzzellen an der Oberfläche des Nervensystems, eine *Limitans superficialis*, oder *externa* darstellen und daß sich zwischen dieser Membran

und dem Gefäß ein schmaler spaltförmiger Raum finden kann, der VIRCHOW-ROBINSche Raum [1]) (HELD, NONNE, SCHAFFER und WINKKLER—JUNIUS: Fig. 32). Ist dieser Raum sehr beeinträchtigt, dann liegt die Limitans gliae direkt an dem Endo-

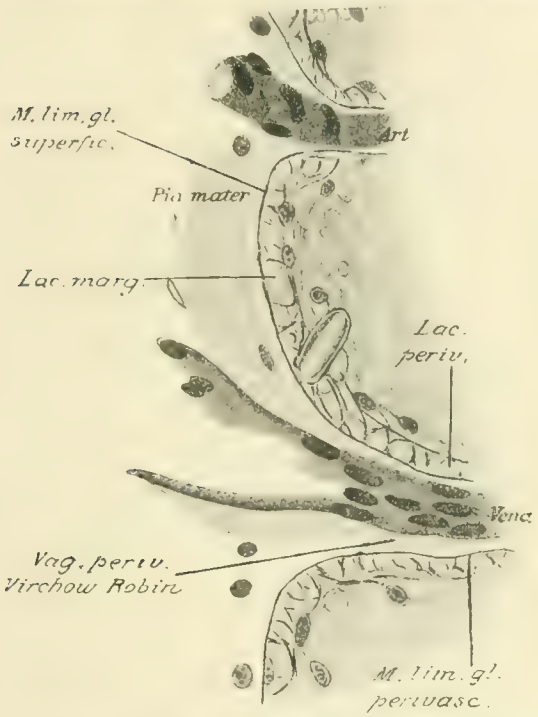


Fig. 32 *A*. Verhalten der Glia in der Rinde, n. HELD.

Fig. 32 *B*. Verhalten der Membrana gliosa vascularis zu dem VIRCHOW-ROBINSchen Raum n. WINKLER-JUNIUS.

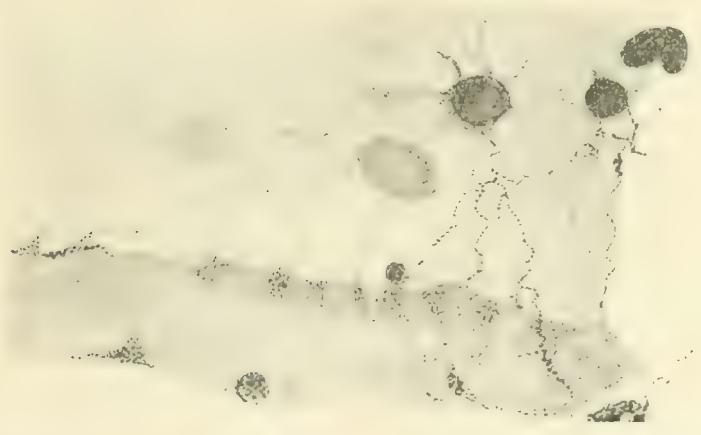


Fig. 32 *C*. Verhalten der Ausläufer der Gliazellen zu den Gefäßen, n. L. BOUMAN.

[1]) Nach HELD sind die *Stäbchenzellen*, die einzigen gliösen Elnemente, welche in den perivaskulären Raum selber eindringen. Es handelt sich dabei um phagozytäre Wanderelemente der Glia.

thel des Kapillars oder an der Adventitia des Gefäßes (Fig. 32*C*).

Der perivaskuläre Virchow-Robinsche Raum steht im Zusammenhang mit pialen Gewebsspalten und mit dem Arachnoïdalraum

Der *Virchow-Robinsche Raum* ist der einzige perivaskuläre Raum bei den Kapillaren.

Bei etwas größeren Gefäßen, die eine reichliche Adventitia führen, kommen dazu noch die adventitielen Lymphspalten, welche allen Körpergefäßen und auch denjenigen des Gehirnes eigen sind (Binswanger und Berger, Nonne und Luce, Kooy) und die pialen Nebenräume (Held).

Zentralwarts von der Limitans gliae (die sich in die Membrana limitans superficialis fortsetzt) ist das Gliagewebe manchmal gelockert und die nervöse Substanz spärlich, sodaß man den Eindruck erhalten kann, als wären dort wieder Lymph- oder Zerebro-Spinalflüszigkeitsräume vorhanden. Ich habe diese Räume in Fig. 32 *A* als *Lacunae marginales* und *Lacunae perivasculares* [1]) bezeichnet. Die Limitans gliae wird überall bekleidet von der *Membrana intima Piae*, ein Endothelartiger Membran (Held).

Außer ihrer Verbindung mit den Gefäßen zeigt die Glia eine besondere Tendenz zur Bildung von Filzwerken um Ganglienzellen und Fasern.

Ihre Ausläufer (Paladino, Marenghi u. A.) dringen dabei nicht selten in die Markscheide durch (und sogar in die Ganglienzellen). Ihre Affinität zu fettartigen Stoffwechselprodukten, welche hieraus hervorgeht, zeigt sich aber namentlich bei Erkrankungen des Nervensystems, wobei Wucherungen der Glia mit einer förmlichen *Myelophagie* zusammengehen können.

Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß auch unter normalen Umständen die in die Markscheide durchdringenden Gliafäserchen überflüssiges oder veraltetes Mark abführen. Müssen wir doch annehmen, daß die Markscheide ein sich fortwährend erneuerndes Gebilde ist.

Dementsprechend würde die pathologische Myelophagie eine durch pathologische Reize verursachte Exazerbation normaler Gliatätigkeit sein.

Außerdem haben Nageotte, Mawas und Achúcarro darauf hingewiesen, daß den Gliazellen wahrscheinlich auch eine sekretorische Funktion zukommt, eine Art innerer Sekretion, die auf die „Stimmungen" einen Einfluß ausüben soll.

Wir finden also in allen Derivaten des Deck- und Hüllepithels eine Verwandtschaft zu den Blutgefäßen und zu der Metabolie des Nervensystems. Im Hinblick darauf dürfte es von Interesse sein, bereits hier darauf hinzuweisen, daß das Durchweben der Rückenmarksubstanz mit autonomen Gliazellen erst eine größere Bedeutung erlangt bei denjenigen Tieren, die intrazerebrale Blutgefäße und Markscheiden besitzen und unter pathologischen Umständen stark zunimmt.

Amphioxus, der keine intrazerebralen Blutgefäße und keine Mark-

[1]) Diese Lacunae perivasculares erklären vielleicht einige, von dieser Darstellung abweichende Auffassungen von Cajal und Achúcarro.

scheiden besitzt, weist wohl Ependym, aber meines Erachtens keine autonome Glia auf, und auch bei den Zyklostomen findet man ähnliche Verhältnisse: Dort kommen zwar Gliazellen vor, welche sich freigemacht haben von dem Zentralkanal, aber die Endfüße jener Zellen stehen fast nur auf der Peripherie des Markes.

Gliazellen, welche sowohl von dem Zentralkanal als von der Peripherie frei sind, sogenannte „autonome Gliazellen", treten erst einigermaßen reichlich bei den Plagiostomen auf, deren Nervensystem mit inneren Gefäßen versehen ist und bei denen auch die Markumscheidung zuerst auftritt.

Ich habe schon erwähnt, daß die Gliazellen unter entzündlichen Umständen, die Ganglienzellen, die sie sonst nur umspinnen oder in die sie höchstens mit Fortsätzen eindringen (wie die Trophospongien in Fig. 20), ganz verzehren können: *Neuronophagie*. Sie erfüllen dann als phagozytäre Zellen eine Rolle wie die Leukozyten. So sind auch die sog. *Stäbchenzellen* [1]) wahrscheinlich als „*Wanderglia*" zu betrachten. Dies alles weißt darauf hin, wie überwiegend die Rolle dieser Elemente in dem Leben des Nervensystems ist: wieviel mehr sie sind als Stützelementen.

Die *bindegewebigen Hüllen*, welche das *Zentralorgan* umgeben, die *Hirnhäute* (Meningen) und dessen intrazerebralen Septen weisen recht erhebliche Unterschiede auf in den einzelnen Tierklassen und sollen deshalb (siehe Kapitel II, über das Rückenmark) für jede Klasse besonders behandelt werden.

Das Hüllgewebe der peripheren Nerven und ihre Rolle bei der Nervenbildung.

Zu der Hüll- oder Stützsubstanz rechnet man auch die *Zellen der* Schwann'*schen Scheide* der peripheren Nerven, welche sogar als „periphere Gliazellen" bezeichnet wurden. Es ist jedoch fraglich, ob diese Bezeichnung richtig ist. Ihre Funktion geht wahrscheinlich weiter als die der Glia.

In der ersten Anlage der Nerven bilden sie mit den peripheren Ausläufern der Ganglienzellen den einzigen Bestandteil derselben. In diesem Stadium umgeben sie größere Nervenfaserbündel zu gleicher Zeit (Fig. 33 oben). Bald darauf dringen sie aber in die Bündel ein (Fig. 33 mittlere Reihe), umkleiden die Fibrillen mit Scheiden (Fig. 33 unten) und umfassen auch die Myelinscheide, die dort, wo zwei Schwann'sche Zellen aneinander grenzen, unterbrochen ist (Ranvier'scher Schnürring: Fig. 21).

An den marklosen sympathischen Nervenfasern (Remak'schen Fasern) entlang findet man sie ebenfalls, und auch die *Amphizyten* der Spinalganglienzellen (Trophozyten, Fig. 20) sind ihnen verwandt.

An der Grenze des Zentralnervensystems hören die röhrenförmigen Segmente in einer so regelmäßigen Weise auf, daß ihre

[1]) Einige Autoren betrachten sie als mesodermale Elemente.

zentralen Enden zusammen einen Bogen bilden, den FROMMANN'*schen Bogen* [1]).

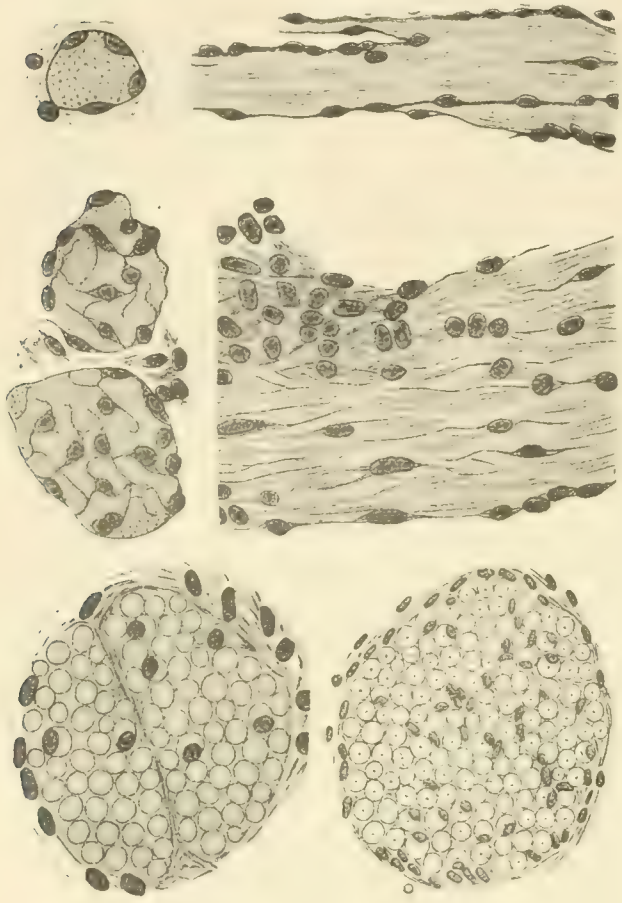


Fig. 33. Entwicklung der SCHWANN'schen Scheide.

Obere Reihe: Interkostalnerven mit perifasciculären SCHWANN'schen Zellen. Schafembryo, 30 m.m.

Mittlere Reihe: Einwanderung der SCHWANN'schen Zellen in den N. Ischiadicus. Schafembryo, 70 m.M.

Untere Reihe: Ischiadicus eines Schaffoetus 24 c.M. SCHWANN'sche Zellen röhrenförmig geschlossen. Links sind nur SCHWANN'sche Zellen mit ihren Kernen in den Fascikeln der Primitivfibrillen, in denen sich Mark und Achsenzylinder noch nicht differenziert haben.

Rechts ein weiter fortgeschrittenes Stadium, worin außer den SCHWANN'schen Zellen endoneurale Zellen zwischen den Nervenröhren eingewandert sind. Mark (weiß) und Achsenzylinder (schwarz) sind differenziert.

Da dieser Bogen im Lumbalmark, eine gewisse Strecke vom Rückenmark entfernt ist (REDLICH, E. LEVI), und dort eine Verdünnung der Markscheiden vorkommt, liegt hier vielleicht ein Locus minoris resistentiae vor gegen toxische Einflüsse (Tabes-theorie von REDLICH).

Es ist wahrscheinlich. (HELD, CARPENTER) daß die SCHWANN'schen Zellen (auch wohl als *Lemnoblasten* bezeichnet) größtenteils aber nicht ausschließlich — von der Anlage des Zentralnervensystems herstammen.

Die Lemnoblasten der Fila olfactiva kommen jedenfalls aus der Mucosa olfactiva hervor (DISSE und HELD). Letzteres dürfte auch der Fall sein mit den Lemnoblasten gewisser Gefühlskörperchen, wie beim EIMER'schen Organe des Maulwurfs.

Bei der Bildung der peripheren Nerven kommt den *Lemnoblasten* [2]) eine größere

[1]) Nicht zu verwechslen mit den FROMMAN'schen *Linien*, der Querstreifung, welche der Achsenzylinder (und bisweilen auch die Dendriten: GRANDRY, DEKHUYZEN) zeigen kann nach Behandlung mit Ag NO_3. Es handelt sich dabei um eine geschichtete Reaktion, der keine besondere Bedeutung zukommt, und welche auch in Kapillaren mit Eiweißlösung auftreten kann (BOVERI, BECHTHOLD).

[2]) Letztere können nach BOEKE und HERINGA teilweise auch mesodermaler Herkunft sein.

Bedeutung zu als bloße Hüllzellen, indem sie nicht nur den Achsenzylinder umhüllen, sondern auch ihr Plasma in der Bildung und der Regeneration der Fibrillen eine Rolle mitspielt. Welches diese Rolle ist, ist noch nicht ganz klar.

Gerade in letzter Zeit sind aber auf diesem Gebiete wichtige Untersuchungen erschienen. (HELD, BOEKE, HERINGA und SPIELMEYER.)

Die von diesen Autoren gemachten Befunde weisen eine große prinzipielle Übereinstimmung auf und bringen uns der Lösung der noch immer fortdauernden Meinungsunterschiede über die Genese der peripheren Nerven etwas näher.

Bekanntlich bestehen diese Meinungsunterschiede darin, daß die eine Partei die peripheren Nerven *nur* als Ausläufer einer zentralen Ganglienzelle betrachtet, welche sekundär von Scheidenzellen umgeben werden (*Ausläufertheorie*), während die andere Partei in den peripheren Nerven eine Kette von SCHWANN'schen Zellen sieht, welche ihrer Meinung nach als richtige nervenbildende Zellen zu deuten sind, in denen sich also die Fibrillen entwickelten, sei es autonom, sei es nur unter einem zentralen Einfluß (*Kettentheorie*).

Daß ein *bleibendes autonomes Wachstum*, eine fortschreitende *autonome Regeneration* eines peripheren Nervenstückes (BETHE) indessen nicht vorkommt, und daß der zentrale Zusammenhang hierbei jedenfalls notwendig ist, darüber besteht jetzt kaum mehr Zweifel. Doch könnte dieser Zusammenhang überwiegend funktioneller Natur sein und darin bestehen, daß das periphere, noch relativ indifferente Synzytium durch einen von den Ganglienzellen ausgehenden Reiz zu einer lokalen Fibrillation veranlaßt werde.

HELD hat nachgewiesen, daß die Fibrillen zuerst in den zentralen Neuroblasten auftreten (fibrillogene Zone) und er nimmt an, daß alle fibrillogene Substanz daher stammt [1]), daß aber, wenn ihre Bildung einmal dort angefangen hat, die fibrillogene Masse sich an die Plasmodesmen des Bindegewebes und der Organzellen fortzupflanzen vermag. Diese fibrillogene Masse (l. c. S. 296) konnte dann dort aufgespeichert bleiben und auch nach Abtrennung der zentralen Zelle eine abortive Regenerationstendenz aufweisen, oder, nach *sofortiger* Nervennaht, bleibend „in loco" regenerieren. Es ist eine, auch von HERINGA hervorgehobene, Tatsache, daß die Fibrillen in dem Plasma der SCHWANN'schen Zelle selber gefunden werden, oder wenn man will, daß ihr Axoplasma völlig kontinü ist mit dem Plasma jener Zellen, und die Fibrillen jener in loco entstehen können.

Daß Nervenfibrillen auch in anderen Gewebselementen als Ganglienzellen vorkommen, darüber besteht nach den Untersuchungen BOEKE's und HERINGA's kein Zweifel mehr. Diese Autoren betonten ihre Kontinuität

[1]) HELD betont ausdrücklich, daß in Wirklichkeit und letzten Endes der Einfluß der Ganglienzelle die Hauptsache sei. Den SCHWANN'schen Zellen oder Lemnoblasten schreibt er keine Rolle als Nervenzellen (in dem Sinne APATHYS und BETHES) zu.

mit den Zellen der GRANDRY'schen und MEIßNER'schen Tastkörperchen, welche mit Lemnoblasten verwandt sind. HERINGA neigt denn auch zu der Annahme, daß die Fibrillenbahn sich bilde an der ganzen Lemnoblastenbahn entlang, und daß das Protoplasma der SCHWANN'schen Scheide mit dem Axoplasma der Fibrillen eine einheitliche, synzytiale Masse sei, eine Auffassung, die sich auch deckt mit der Meinung SEDGWICK's und ROHDE's bezügl. des synzytialen Charaktes des Nervensystems.

Dieses Axoplasma zeigt sich auf einem Querschnitt als eine netzförmige Masse und hat wahrscheinlich eine Schaumstruktur mit in der Länge ausgedehnten Maschen [1]).

In den festeren Teilen jenes Axoplasmas finden sich die Neurofibrillen, eventuell von Markscheiden umgeben. Verfolgt man einen Nerv in peripherer Richtung, dann zeigt sich, daß derselbe eine größere Dispersion erhält und daß dort, wo die Fibrillenbündel ihre Markscheide verlieren, ihr Axoplasma vollkommen einheitlich ist mit dem Plasma der SCHWANN'schen Zellen, sodaß man den Eindruck gewinnt, sie sei in dem Plasma der SCHWANN'schen Zellen entstanden, vielleicht auf Kosten derselben.

Interessant ist, daß die Vakuolisation des Axoplasmas in peripherer Richtung stets auffallender wird, und daß dieser Prozeß auch auftritt in den sog. BÜNGNER'*schen Banden* (peripheren Lemnoblasten), wenn die Fibrillen des zentralen Stumpfes bei der Regeneration eines Nerven in die peripheren SCHWANN'schen Zellen einwachsen.

HERINGA kommt denn auch zu der Schlußfolgerung, daß die vollkommene Übereinstimmung zwischen den embryologischen Daten HELD's, den regenerativen Befunden BOEKE's, und seinen eigenen morphologischen Befunden darauf hinweise, daß der ausgewachsene Nerv ein fibrillentragendes Synzytium sei, welches sich ausdehne von dem zentralen Neuroblast bis zu den sensiblen und motorischen Verästelungen.

In Übereinstimmung mit diesen Auffassungen von HELD, BOEKE und HERINGA sind auch diejenigen SPIELMEYER's, der in der regenerierenden Nervennaht sehr bald eine örtliche Fibrillenregeneration in dem Protoplasma der SCHWANN'schen Zellen selber vor sich gehen sah.

Meine eigene Meinung geht dahin, daß für eine bleibende Regeneration der Einfluß des Zentralapparates zwar erforderlich ist, daß wir aber nie vergessen dürfen, daß ein Reizstrom auch außerhalb eines Nerven verlaufen kann (Protozoen, Spongien) und dort für sich Leitungsbahnen schaffen kann — in verschiedenen (auch nicht nervösen) Medien (man denke auch an den periterminalen Reizverlauf in den Muskeln und an die Reizbarkeit nervenloser Embryonen (SCHAPER, WINTREBERT).

Daß indessen die Ganglienzellen, nicht nur die den Reizstrom aussendenden, aber zugleicherzeit auch die bahnbildenden Zellen kat' exochen sind und aus sich selber heraus eine Leitungsbahn bilden können, ist ebenfalls sicher.

[1]) Ob dieser Bau genau so ist, oder ob er von den fixierenden Medien vorgetäuscht wird, will ich außer Betrachtung lassen. Manches spricht sicher dafür, daß das Axoplasma eine Kolloidalsubstanz ist, welche visköse oder weniger visköse Substanzen enthält, von denen die ersteren wegen ihrer größeren Festigkeit als Wände betrachtet werden können, wenn auch mehr in dem anastomosierenden, heterogenen durchflochtenen Zustande, wie es von ZSIGMUNDY für Kolloidmassen nachgewiesen wurde, denn als eine richtige Schaumstruktur BÜTSCHLI's, deren Kompartimente allseitig geschlossen sind.

Daß die Axonen und Dendriten Ausläufer dieser Zellen sind und nicht nur örtlich entstandene, aus Lemnoblasten hervorgegangene Gebilde, ist endgültig bewiesen durch die Experimente Harrisons und Burrows, welche von verschiedenen anderen Untersuchern (Braus, G. Levi) bestätigt wurden, und die ausweisen, daß einem embryonalen Körper entnommene Ganglienzellen in einer Serumkultur weiter wachsen und dabei *aus sich selber heraus* Axonen mit typischen Wachstumskeulen bilden, deren Entstehung offenbar auf engrammatische Wachstumstendenzen der Ganglienzellen zürückzuführen ist.

Daß der Reizstrom aber über die Wachstumskeule hinaus strahlen kann (wie sie auch über die Telodendrien und über die Wände eines nackten Achsenzylinders irradiiert; S. 64) *ist sicher, und meines Erachtens müssen wir daraus erklären, daß der an den Wachstumsspitzen in den peripheren* Schwann*'schen Zellen irradiierende Reiz bei Nervenregeneration zu Prozessen Anlaß gibt, welche sich in einer lokalen Fibrillenbildung oder-regeneration in den peripheren Lemnoblasten äußern.*

Ich werde diese Punkte in dem zweitem Abschnitt dieses Kapitels näher erörtern.

Die Scheidenzellen, welche Mark enthalten, weisen nach Entfernung des Myelins ein Gerüst auf, das sich zwischen der äußeren Lamelle der Schwann'schen Scheide und dem Achsenzylinder, findet: das bereits erwähnte *Neurokeratingerüst.* Dieses Gerüst, das sehr faserreich sein kann, bildet sich gleichzeitig mit dem Nervenmark in den Schwann'schen Zellen und kann (nach Einfluß gewisser Reagenzien) durch ihre besondere Anordnung zu eigentümlichen Bildungen Anlaß geben, die man als Lantèrman-'sche Einschnürungen (vergl. Fig. 4) und Fasertrichter von Cattani und Rezzonico bezeichnet.

Namentlich Nageotte hat uns in letzter Zeit über viele Details dieser Anordnung berichtet, und uns gelehrt, die normalen Strukturverhältnisse der Scheiden von den durch Fixativa künstlich hervorgerufene zu unterscheiden.

Das Bindegewebe der peripheren Nerven.

Gerade wie das zentrale Nervensystem von mesodermalen Bindegewebs-hüllen (den Meningen) umgeben wird, werden auch die peripheren *Nerven* umgeben von konzentrischen *Bindegewebsschichten*, dem *Perineurium*, welches kontinuell ist mit der (dura) *Meninx*, des Rückenmarkes und des Gehirnes.

Das Bindegewebe, welches von diesem Perineurium in die Bündel selber eintritt, umringt als *Endoneurium* dort schließlich jede *einzelne Nervenfaser.*

Auch in den *Spinalganglien* begegnet man dem Endoneurium, dessen Lymphspalten wieder mit dem *Intra-arachnoidalraum* des Zentralnervensy-

stems in Verbindung stehen (KEY und RETZIUS), sodaß die in der letzteren erhaltene Zerebrospinalflüssgkeit dadurch abfließen kann.

Umgekehrt können auch toxische Stoffe an den Lymphspalten der peripheren Nerven entlang aufsteigen zum Intra-Arachnoidalraum des Rückenmarkes, wo die endoneuralen Lymphspalten der Hinterwurzeln und der Vorderwurzeln mit besonderen Intra-arachnoidal-Bezirken kommunizieren.

Nach der Peripherie nimmt die Zahl der Bündel eines Nerven und die Zahl der Nervenfasern eines Bündels fortwährend ab, und am Ende sind nur noch einzelne Nervenfasern da, welche außer von der SCHWANN'schen Scheide nur noch von *einer* Bindegewebsscheide umgeben sind, die sich aus dem *Perineurium und Endoneurium* zusammenstellt und als HENLE'*sche Scheide* bezeichnet wird.

Die Nervenfaser fängt dann an sich zu teilen.

Ist es eine sensible Faser, welche, im Epithel gelegen, wahre Sinneszellen innerviert, so hört die HENLE'sche Scheide auf, ehe das Ende der Achsenzylinder erreicht wird. Verläuft aber die Faser zu unter der Epidermis gelegenen Tastkörperchen, dann kann die HENLE'*sche Scheide* die sensiblen Endkörperchen selber umfassen, in deren äußere Kapsel sie übergeht (siehe Seite 37 und Fig. 28a).

Bei den eferenten Fasern kann sich das Bindegewebe ebenfalls auf das innervierten Organ fortsetzen, wie es bei den motorischen Nerven der Fall ist, wobei die HENLE'sche Scheide in das Sarkolemm übergeht (S. 39).

Bei den effektorischen Drüsennerven kann es zuvor aufhören (Lebernerven), oder ebenfalls in das periglanduläre Gewebe übergehen.

ERSTES KAPITEL. TEIL II.

Die Faktoren, welche den Bau und die Verbindung der Neuronen bedingen.

Wir haben in den vorigen Seiten die Hauptformen und Verbindungen kennen gelernt, welche die nervösen Elemente aufweisen können. Bevor ich jetzt dazu übergehe die zentralen Anordnungen zu beschreiben, deren planmäßiger Aufbau in dem letzten Dezennium mehr und mehr zu Tage gefördert ist, möchte ich in Kurzem die Versuche erwähnen, welche bezweckten, die Prinzipien jener Anordnungen kennen zu lernen.

Die Faktoren, welche die Formen der Neuronen bedingen, und die ihre gegenseitige Lage und Verbindungen beherrschen, sind Gegenstand vieler Forschungen gewesen, die sich anfänglich meistens mit dem Problem der Verbindung zwischen dem Nervensystem und den peripheren Organen beschäftigten, später aber auch die interneuronalen Verknüpfungen selbst zum Objekt hatten.

Unter den ersten Forschern, die durch ihre Untersuchungen veranlaßt wurden, dem Wachstum der Achsenzylinder Aufmerksamkeit zu schenken, waren Hensen und His Sen.

Während Hensen annahm, „daß alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und End-Zellen entstanden sind" [1]) und also ein Vorläufer der Plasmodemenlehre (s. u.) ist, war His ein Anhänger der Lehre von der sekundären Verbindung der Nerven mit ihren Endorganen und — im allgemeinen geneigt, die rein mechanischen Faktoren als die wichtigsten bei der Evolution des Nervensystems zu betrachten — sah er in der Bestimmung der Wachstumsrichtung und der Anordnung der Nervenelemente wesentlich ein rein mechanisches Problem.

Er suchte dieses Problem zu lösen, indem er annahm, daß die Richtung des Wachstums der Nervenausläufer von den Stellen des geringsten Widerstandes bestimmt werde, und daß diese die Ausläufer zu dem Verlauf veranlaßten, den sie schließlich haben.

[1]) Eine Auffassung, die wesentlich mit der Neuro-Muskular-Theorie Kleinenberg's übereinstimmt.

DUSTIN hat diese Annahme, daß der *präformierte Weg* einen so großen Einfluß auf die Verbindungen ausübe, als das Prinzip der *Hodogenese* bezeichnet (Hodos = Weg) und hat vor kurzer Zeit darauf hingewiesen, daß dieses Prinzip es uns verständlich mache, weshalb die Regeneration in den peripheren Nerven (durch die dortigen präformierten Lemnoblasten-Wege) relativ so flott verläuft, während sie im Zentralnervensystem, das keine SCHWANN'schen Scheiden aufweist, meistens resultatlos bleibt.

Indessen hat bereits vor vielen Jahren RAMON Y CAJAL (siehe unten) mit Recht bemerkt, daß die Annahme von präformierten Wegen nicht zur Erklärung der Faserbildung ausreiche, namentlich nicht im Zentralnervensystem, sondern nur die Lösung verschiebe.

Wenn man annimmt, daß nur eine allgemeine Neigung zum Wachsen in der Ganglienzelle vorhanden sei und daß die Richtung, in welcher dieses Wachstum sich vollziehen wird, bloß von vorher bestehenden Löchern und Wegen in dem umgebenden Gewebe abhänge, so bleibt die Frage: wodurch wird denn solch eine typische Anordung der Löcher und der Stellen geringsten Widerstandes[1]) bestimmt, sodaß gerade die *funktionell richtige Verbindung* daraus resultiert? Ich möchte meinerseits dem hinzufügen, daß es mir eher möglich erscheint, daß die besondere Ordnung jener Wege in dem nicht-nervösen Gewebe eine von den Nervenfasern beeinflußte Begleiterscheinung ist, und daß später diese „Wege" vererbt werden und nur coenogenetisch gleichzeitig, vielleicht sogar eher zum Vorschein kommen.

Außerdem möchte ich darauf hinweisen, daß die Konstanz in den Verbindungen im *Zentralnervensystem*, wo der hodogenetische Einfluß von den „Leitzellen" (auch nach DUSTIN) nicht eine so determinierende Rolle spielen kann, dann doch wohl auf einem gegenseitigen Einfluß der Nervenelemente selber beruhen muß und schließlich, daß die Polarisation des Neurons dadurch nicht erklärt werden kann.

Wir dürfen dem präformierten Weg also keinen primären Einfluß beimessen.

Die Ansichten HELDS — welche sich gewissermaßen anschließen an die vorigen — habe ich bereits bei der Behandlung der SCHWANN'schen Scheide erwähnt (S. 51 u. w.). Einiges davon sei hier nochmals hervorgehoben, insofern es Bezug hat auf das zentrale Nervensystem.

HELD geht von der richtigen, bereits von früheren Autoren gemachten

[1]) Den Anschauungen von HIS Sen. reihen sich diejenigen seines Sohnes an, obwohl hier ein Nahrungstropismus hinzukommt. Seine Theorie betont, daß die Nervenstrecken sich nach den günstigsten Nahrungsverhältnissen modellieren. Ein Anklang an die Theorie seines Vaters könnte darin gesucht werden, daß periphere Nerven oft den Wegen der Blutgefäße folgen. Ob dies nun davon kommt, daß die Nerven dort die günstigsten Nahrungsbedingungen finden, oder ob beide, Blutgefäße und Nerven, sich in Stellen des geringsten Widerstandes einfügen, ist die Frage. Jedenfalls erklärt auch dies nicht bestimmte funktionelle Verknüpfungen, die *Selektivität* der Endverbindungen im Nervensystem, ebensowenig, wie die dynamische Polarisation des Neurons dadurch erklärt wird.

Annahme aus, daß die Zellen des Nervensystems schon vor der Fibrillenbildung durch intrazelluläre Brücken, *Plasmodesmen*, verbunden sind.

In solchen Plasmodesmen wachsen die Fibrillen, (die Nervenbahn) ein.

Held *selber ist aber vollkommen davon überzeugt, daß die allseitige Anwesenheit dieser plasmodesmischen Vorbahnen die ganz bestimmte Auswahl in der Fibrillenbildung niemals erklären kann.*

Bei dieser Auswahl sollen Nachbarschaft der Zellen (l. c. S. 47) und axiale (d. h. Richtungs-) Differenzen derselben (l. c. S. 68) eine Rolle mitspielen.

Die *unbekannte Hauptursache* dieser Auswahl nennt er „das Prinzip der Wegstrecke" [1]) und er bespricht die Möglichkeiten, welche diese Auswahl erklären könnten. Er glaubt nicht an eine mechanische Ursache, wie in den His'schen Vorstellungen, und er ist auch nicht mit Cajal's Theorie der Chemotaxis (s. u.) einverstanden, da er meint, daß, Diffusion bald die chemischen Substanzen verbreiten werde, welche dabei als leitende Faktoren auftreten sollten. Held neigt zu der Meinung — angenommen, daß solche chemischen Substanzen erzeugt werden — daß ein speziell absorbierender Charakter für diese Substanzen in gewißen Bahnen die Ursache der Auswahl sei, sagt aber nicht, durch welchen Prozeß diese spezielle Absorbierung verursacht werde.

Auch ich selber habe darauf hingewiesen, daß man dem „allgemeinen" Vorkommen solcher Plasmodesmen im Zentralnervensystem keinen „besondern" Wert beilegen darf, an erster Stelle, weil sie ein allgemeiner, also nicht in spezieller Richtung determinierender Faktor ist, und an zweiter Stelle, weil auch eine Ausfüllung der interzellulären Räume durch eine visköse, flüssige Masse dasselbe tun kann, wie durch die Wachstumsvorgänge in vitro bewiesen wird.

Nie können Plasmodesmen die *spezielle Selektivität in der Bahnbildung* erklären, und was auch nie durch die Anwesenheit einer solchen plasmodesmischen Vorbahn erklärt werden kann, ist die Tatsache, daß in einem Falle der Achsenzylinder, in einem anderen Falle ein Dendrit diesem Weg folgt, während in einem dritten Falle auch die Zellen selber sich an diesem Wege entlang verlagern. Schließlich wird auch durch diese Theorie die dynamische Polarisation des Neurons nicht erklärt. Mit andern Worten: *die wichtigsten Punkte: die Auswahl in den Verbindungen, das Wandern der Zellen, und schließlich der wesentliche Unterschied zwischen Dendrit und Achsenzylinder (die dynamische Polarisation des Neurons, s. u.) können durch die Anwesenheit von Plasmodesmen nicht erklärt werden.*

Sehr eingehend und wertvoll ist die Arbeit, welche Cajal in dieser Hinsicht geleistet hat, wenn sie auch — wie er selber gesteht — nicht die Lösung des Problems bringen konnte.

Durch zahlreiche Beobachtungen und Experimente gewann er den Eindruck, daß in dem zentralen Nervensystem, abgesehen von einigen mechanischen Einflüßen (wie der zentralen periventrikulären Ordnung der Keimzellen und dem Vorhandensein einer äußern Membran, welche das Nerven-

[1]) Das ist also etwas anderes als die Hodogenese Dustin's.

system umgibt) die Richtung des Wachstums der Nervenelemente durch *chemotaktische Ausscheidungen*. (Substances attractives und Substances repoussantes) und von der Empfindlichkeit für jene Substanzen in den Ausläufern der Ganglienzellen bestimmt wird.

Ihm gebührt das Verdienst, den *tropistischen Character jenes Prozesses*, auch den *wechselseitigen tropistischen Einfluss der Nervenelemente* betont zu haben.

Was die Ausscheidung dieser chemotaktischen Substanzen betrifft (welche indessen auch von den ependymalen Elementen des Nervensystems sezerniert werden sollten) nimmt CAJAL an, daß verschiedene Zellen des zentralen Nervensystems dieses Stadium der Ausscheidung zu verschiedenen Zeiten ihrer embryologischen Entwicklung durchmachen.

Die ersten Zellen, welche in diesen Zustand der Ausscheidung geraten und demzufolge einen lenkenden Einfluß auf das Wachstum der Nervenelemente haben, sollen *Spongioblasten* sein, und die großen *Ependymzellen* an der ventralen Seite des Zentralkanals sollen den Verlauf der ventralen Bogenfasern bedingen. Sodann sollen die *Myotome* und das *Epithelium der Haut* in ein Stadium chemotaktischer Tätigkeit treten und den Wurzelaustritt bedingen, während endlich die Zellen des zentralen Nervensystems selber in diesen attrahierenden Zustand geraten sollen.

Obschon ich nicht geneigt bin, den zentralen Spongioblasten hierin eine wesentliche Rolle beizumeßen, ist es Tatsache, daß verschiedenen nicht-nervösen Elementen (Lemnoblasten, Muskelzellen, Epithelium und Bindegewebs-Narben [1]) in gewissen Stadien ihrer Entwicklung die Ausläufer der Nervenelemente zu lenken vermögen.

Indessen läßt CAJAL sich nicht darüber aus, welche Stoffe die anziehenden und abstoßenden Einflüsse während der normalen Entwicklung ausüben, und *welche Faktoren die Augenblicke ihrer Ausscheidung bedingen.*

[1]) Daß diese einen Einfluß auf die Achsenzylinder und deren Kollateralen ausüben können, ist durch von CAJAL selbst veröffentlichte Experimente und solche von FORSMANN, LUGARO, ROSSI, MARINESCO und MINEA und andern, bewiesen.

Das einfachste Beispiel gibt uns das wuchernde Bindegewebe einer Rückenmarkswurzel nach Verletzung.

Einige Tage nach der Verletzung ergibt sich, daß die Achsenzylinder der Wurzeln eine große Menge Kollateralen in das wuchernde Perineurium hineinschicken, das also einen reizenden und zugleich lenkenden Einfluß auf die Achsenzylinder ausübt.

Dieser reizende und lenkende Einfluß kann, nach CAJAL, so groß sein, daß sogar die Achsenzylinder der Seitenstränge dazu veranlaßt werden, Kollateralen in die Wurzeln zu schicken.

Da diese Experimente nicht unmittelbar die normale Entwicklung des Nervensystems betreffen, sondern wahrgenommen werden bei Durchschneidungen, Exstirpationen, Zikatrisationen oder Transplantationen des Nervengewebes, dürfte dieses kurze Zitat genügen.

Bei diesen Experimenten werden jedoch keine wirklichen funktionellen Endverbindungen jener wuchernden Kollateralen mit dem übrigen in Wucherung begriffenen Gewebe gebildet, und das Wesen der funktionell selektiven *neuronalen* und *interneuronalen Endverknüpfungen* wird durch dieselben nicht erklärt.

Er sagt bloß, daß das Stadium der Anziehung nur kurz sei und *mit der Evolution der Zelle zusammentreffe.*

Da die Entwicklung der verschiedenen Zellen in verschiedene Stadien der Ausbildung des Nervensystems stattfindet, wird die anziehende chemotaktische Funktion verschiedener Zellengruppen auch zu verschiedenen Zeiten stattfinden. Dies ist aber nur eine Verschiebung des Fragezeichen, denn CAJAL lässt sich nicht darüber aus, welche Faktoren die Reihenfolge in der Entwickling der Zellen und also in der Ausscheidung jener Substanzen bedingen.

Über die endgültige Ursache der Selektivität in der Entstehung der „Substances attractives" und „Substances repoussantes" und auch über die Faktoren, welche die verschiedene Natur der Axonen und Dendriten (die dynamische Polarisation des Neurons) bedingen, gibt er also keine Erklärung.

CAJAL bemerkt denn auch selber in seiner Arbeit über die Retina: „Cette théorie présuppose des conditions préalables chimiques et morphologiques tout à fait inexplicables: on peut dire que cette théorie éloigne la difficulté sans cependant parvenir à la résoudre". (l. c. S. 240).

Wichtiger als seine chemotaktische Lehre ist eine Bemerkung dieses Autors in Bezug auf die Verlagerung der Nervenzellen in der ontogenetischen Entwicklung des Nervensystems, von größerer Wichtigkeit als auch er — wie mir scheint — selber realisierte.

Diese Bemerkung (mir unbekannt als ich meine Untersuchungen über diesen Punkt begann) ist in vollkommener Übereinstimmung mit meinen eignen Beobachtungen, und es freut mich desto mehr, sie bestätigen zu können, weil ich auf ganz anderem Wege, nämlich auf Grund phylogenetischer Untersuchungen zu einem übereinstimmenden Resultat kam.

Die von CAJAL gemachte Bemerkung lautete folgendermaßen:

„Wenn nach einem Zustande verhältnismäßiger Ruhe neue Axonen sich nach irgend einem Nervengebiete begeben, dann kann ein Neuron sich diesen Axonen in zweierlei Weise nähern: entweder dadurch, daß es neue Dendriten ausschickt, oder, indem der Zellkörper selbst sich verlagert auf einem Wege, welcher von einem großen Dendriten in der Richtung der neuangekommenen Axonen angedeutet werden kann." [1])

CAJAL nennt als Beispiele einer solchen Verlagerung der Zellen in die Richtung eines solchen Gebietes die oberflächliche Körnerschicht des Zerebellums, welche sich während der Weiterentwicklung in die Tiefe verlagert und die spinalen Ganglien, welche sich peripher von der Neuralleiste verlagern.

Vergleichende Untersuchungen über die Oblongata und das Mesenzephalon haben mir nun gezeigt, daß diese Verlagerung der Nervenzellen eine sehr allgemein vorkommende Erscheinung und von größter Wichtig-

[1]) Textura del Sistema nervioso Tome I S. 560.

keit ist, um die wirklichen Gründe der Tropismen im Nervensystem kennen zu lernen.

Meine Untersuchungen haben mich davon überzeugt, daß diese Verlagerungen bestimmt werden von einem Prozeß von Taxis oder Tropismus, der hervorgerufen wird durch die Reize selber und deren galvanotropische Folgen oder Begleiterscheinungen, welche nicht nur die Selektivität in den neuronalen Verbindungen, sondern auch die quantitativen Unterschiede in den Verlagerungen der Zellen und die dynamische Polarisation des Neurons bestimmen [1]*), und daß die Erscheinungen von Taxis und Tropismus im Nervensystem eine auffallende Übereinstimmung mit psychologischen Gesetzen aufweisen.*

Die Lehre der Neurobiotaxis.
Die Selektivität in den interneuronalen Verbindungen.
Die Verwandschaft zwischen psychologischen und anatomischen Gesetzen.
Die Polarisation des Neurons und die Synaps.

In den letzten zehn Jahren habe ich verschiedene Beobachtungen registriert über die topographischen Unterschiede homologer Zellgruppen

Fig. 34A. Oblongata von Acanthias vulgaris, n. VAN DER HORST. Dorsale Lage des Abducenskernes bei starker Entwicklung des dorsalen Längsbündels (*f. l. p.*).

in dem zentralen Nervensystem, welche Unterschiede beim Studium der

[2]) In welcher Weise diese Prozesse unter embryologischen Umständen engrammatisch reproduziert werden, ist vorläufig nicht zu sagen. Dasselbe gilt aber für die ganze Ontogenie. Auch die Bildung der Gliedmaßen in Utero für das Gehen und Greifen läßt sich nur mit mnemischen Faktoren erklären, deren Wesen uns vorläufig entgeht.

motorischen Oblongata-Kerne in der Reihe der Wirbeltiere sehr klar zu Tage treten (Kap. V).

Da es augenfällig war, daß die Verlagerung dieser zentralen Gruppen nach derjenigen Stelle erfolgt, von welchen die größte Zahl der Reize zu den Zellen ausging, so hatten wir es offenbar mit einer Erscheinung von Taxis oder Tropismus zu tun, die ich als *Neurobiotaxis* bezeichnete, da sie in dem Nervensystem während des Lebens auftritt (in deren phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung) und da ich nicht wußte, wie sie

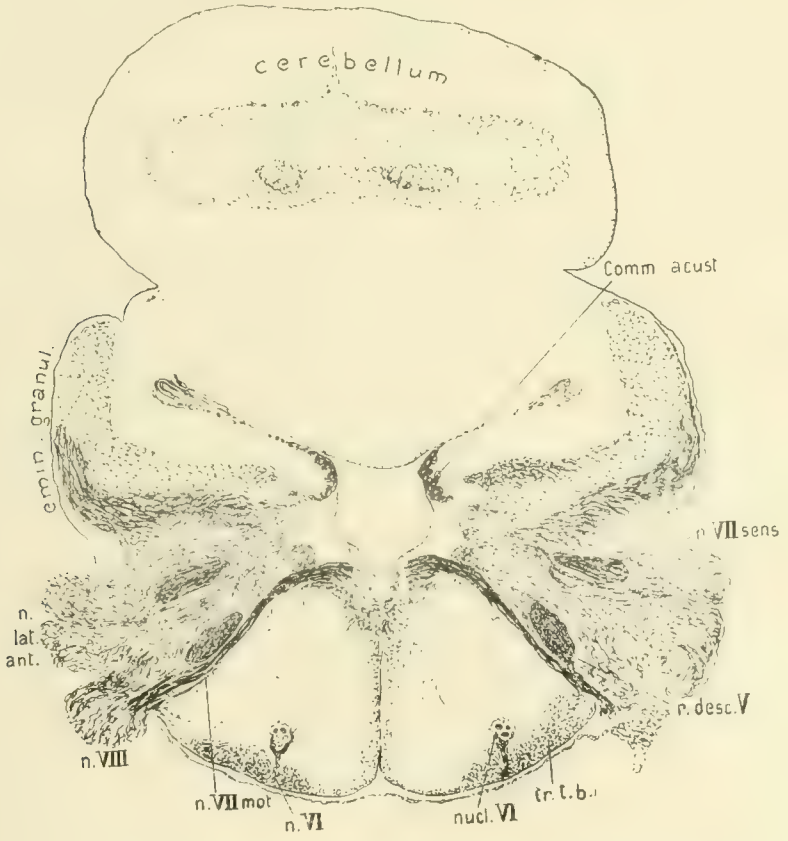


Fig. 34B. Ventrale Lage des Abducenskernes bei starker Entwicklung der ventralen optischen Reflexbahnen (tr. t. b.) bei einem Knochenfische (Mugil chelo), n. VAN DER HORST.

zu klassifizieren sei, ob unter die Erscheinungen der Galvanotaxis, der Chemotaxis oder andersartiger taktischer Prozesse.

Ein Beispiel dieser Verlagerung gibt Fig. 34, wo die dorsale Lage des Abducenskernes beim Hai mit seinem großen Fasciculus longitudinalis dorsalis (f. l. p.; Fig. 34 A) stark kontrastiert mit der ventralen Lage des gleichen Kernes bei einem Knochenfisch (Fig. 34 B), wo der f. l. p. (nicht bezeichnet in der Figur) viel kleiner ist, aber die ventrale Fasermasse der

reflektorischen Bahnen, welche diese Zellengruppe beeinflussen, viel kräftiger entwickelt (Tractus tecto-bulbares ventrales: Tr. t. b. Fig. 34B).

Die erste Fassung, in der ich diese Zellverlagerung, der phylogenetisch ein Auswachsen der Hauptdendriten in jener Richtung vorangeht, formulierte, war diese: wenn von verschiedenen Stellen Reize nach einer Zelle gehen, wächst ihr Hauptdendrit aus und verlagert sich ihr Zellkörper in derjenigen Richtung, aus welcher die größte Zahl der Reize zu ihr gelangt.

Ich beobachtete jedoch bei einer Vermehrung der Reize in einem gegebenen Zentrum, daß *nicht alle Zellen* sich diesem Zentrum nähern, sondern daß *allein gewisse Zellen* sich in die Richtung jenes Zentrums begeben, und zwar solche, welche in einer bestimmten Beziehung zu diesem Zentrum stehen, während andere Zellen (sogar in größerer Nähe liegende), nicht in der Richtung nach dem verstärkten sensorischen Felde hin wanderten, da sie offenbar in keiner Verwandtschaft zu ihm standen. Es stellte sich dabei heraus, daß die hierzu erforderliche Verwandtschaft eine funktionelle war und in einer Korrelation, einem simultanen Reizzustande jenes Zentrums und der erwähnten Zellen bestand.

Verkehren die motorischen Zellen durch irgend welche Umstände (periphere Reize z. B.) gleichzeitig im Reizzustand mit dem erwähnten Zentrum, dann werden sie von jenem Zentrum angezogen, sonst nicht.

So verlagert sich der Abducenskern von einem Zentrum Augen-Koordinationsreize (dem F. l. p.) nach einer andern Gruppe visueller Koordinationsreize (dem Tr. tecto-bulbaris); aber eine Vermehrung der Geschmacksfasern z. B. hat keinerlei Einfluß auf ihn.

Es zeigte sich also, — obwohl ich bei meiner Arbeit kein psychologisches Ziel im Auge hatte — daß die anatomische Beziehung der Dendriten und der Zellen im Nervensystem in Übereinstimmung mit demjenigen Gesetz reguliert wird, welches als das *Gesetz der Assoziation* bekannt ist, in welchem Gesetz (in allen Formen, worin es auftreten kann), die Gleichzeitigkeit der Reize oder Reizreste der wesentliche Punkt ist.

Diese Beobachtung, die ich zuerst bei motorischen Zellen und deren Dendriten machte, führte mich dazu, auch den Verlauf der Achsenzylinder, sowohl sensibler Bahnen, als der sogenannten „zentral-motorischen Bahnen", wie die Pyramiden, eingehender zu studieren, und dabei zeigte sich, daß eine kritische Betrachtung der Beziehungen zwischen ihrem Anfangs- und Endgebiet dieselbe Gesetzmäßigkeit aufwies und daß die zeitliche Verwandtschaft der Reizzustände jener Gebiete die Ursache der Ausbildung ihrer axonalen Verbindungen ist (vergl. Folia Neurobiologica Bnd. I).

Hiermit war also der determinierende Faktor bei den neurotropischen Erscheinungen gefunden, und ich konnte die Erscheinungen der Neurobiotaxis in folgenden Worten formulieren:

I. *Wenn in dem Nervensystem mehrere Reizladungen auftreten, findet das Auswachsen des Hauptdendriten und eventuell die Verlagerung des Zellkörpers*

nach derjenigen Richtung statt, von welcher die größte Zahl der Reize zu der Zelle geht.

II. *Nur zwischen stimulativ korrelierten Zentren findet dieses Auswachsen oder Verlagern statt.*

III. *Auch in dem Verbindungen der Achzenzylinder spielen synchronisch oder sukzessiv gereizte Zentren, d. h. zeitlich korrelierte Reizzustände, eine Rolle.*

Indessen genügte dies nicht, die dynamische Polarisation des Neurons zu erklären.

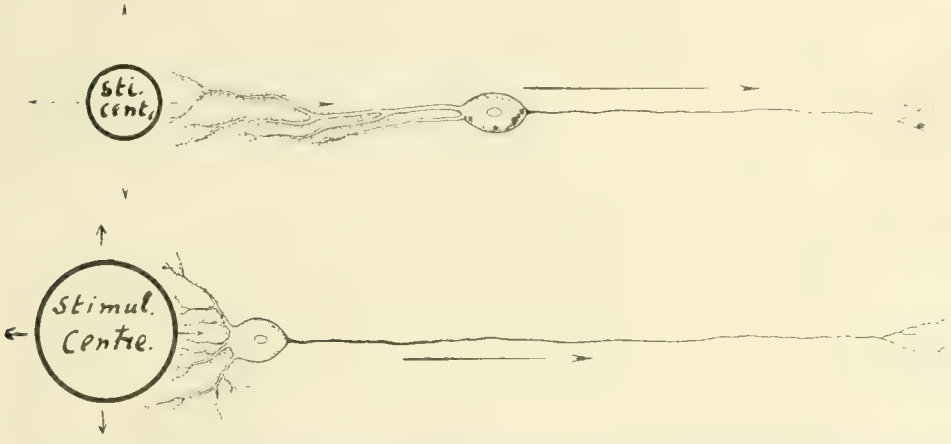


Fig. 35. Wachstum der Dendriten (oben) und Verlagerung des Zellkörpers (unten) in der Richtung des Reizes. Der Verlauf des Achsenzylinders entspricht dem Nervenstrom (zentrifugal oder stimulokonkurrent).

Während es deutlich war, daß die Annäherung der Dendriten und Nervenzellen an ein Reizgebiet, d. h. die Verlagerung in der Richtung nach dem Reizzentrum hin ein stimulopetaler oder zentripetaler Tropismus ist, der gegen den nervösen Reizstrom eingeht (vergl. Fig. 35), war das Problem viel schwerer in Bezug auf die Achsenzylinder, weil der Achsenzylinder nicht in der Richtung nach dem Reize zu (stimulopetal) verläuft, um demselben zu begegnen, sondern in gleicher Richtung wie der Nervenstrom, mit dem Reizstrom mit, d. h. stimulo-konkurrent und zentrifugal, verläuft.

Daß der Achsenzylinder wirklich in derselben Richtung, wie der Reizstrom auswächst, und daß dieser Strom eine wichtige Rolle bei diesem Auswachsen spielt, ist von S. T. Bok bewiesen, der sehr wichtige Resultate erzielte.

Bok *fand, daß, wenn ein Achsenzylinder oder ein Bündel markloser Nervenfasern auswächst und Neuroblasten auf seinem Wege passiert, diese Neuroblasten aktiviert werden und einen Achsenzylinder aussenden in eine Richtung, welche senkrecht zu dem aktivierenden Bündel steht.*

Diese Tatsache wurde festgestellt beim Fasciculus longitudinalis posterior in einer Weise, die keinen Zweifel an der Deutung zuläßt, da es sich heraus-

stellte, daß die Neuroblasten, welche in der Nähe dieses Bündels liegen, nur je nach dem Grade aktiviert waren, in welchem das aktivierende Bündel ausgewachsen ist, offenbar durch davon irradiierende Reize (Fig. 36).

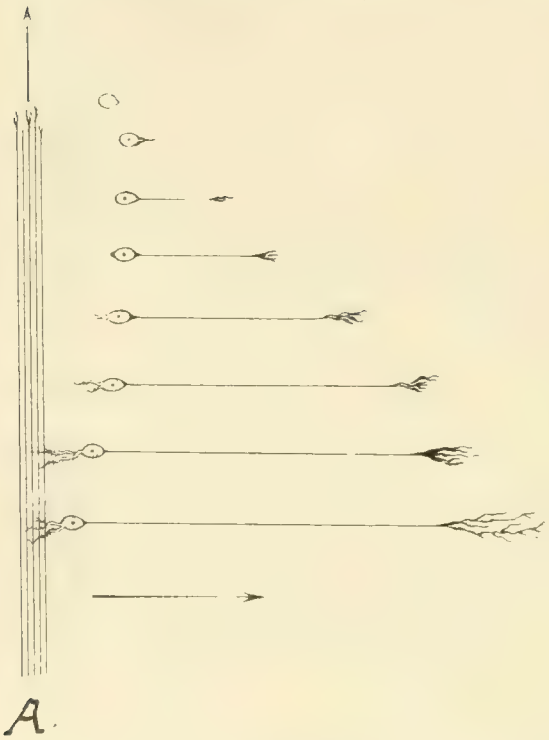


Fig. 36. Die Aktiviering der Neuroblasten (rechts) durch die Irradiation eines marklosen, noch wachsenden Bündels (links) n. Bok. Man beachte den horizontalen Verlauf der neugebildeten Achsenzylinder, welche in einer der Reizirradiation entsprechend Richtung wachsen. Die proximalsten Neuroblasten sind entsprechend dem Wachstum des aktivierenden Bündels am weitesten entwickelt. [2]) Der vertikale Pfeile deutet die Wachstumsrichtung des Bündels A, der horizontale die Richtung der Irradiation an.

So wachsen von den Axonen der motorischen visceralen Kerne diejenigen des Trochlearis [1]) zuerst aus, dann folgen die Axonen des Trigeminus, darauf diejenigen des Facialis Glossopharynegeus und Vagus.

Dasselbe wurde beobachtet bei der Aktivierung der somatomorischen Wurzeln: von denen zuerst der Oculomotorius, dann der Abducens, darauf der Hypoglossus auswachsen, welche durch einen andern ebenfalls von vorne herkommenden Reizstrom aktiviert werden.

Also auch hier ein Prozeß, der, gerade wie das Wachstum der Dendriten und die Verlagerung der Zellen, durch Reizverhältnisse bedingt wird.

Diese Bildung des Achsenzylinders unter dem Einflusse des Reizes, der von dem aktivierenden Achsenzylinder irradiert, wurde von Bok als *stimulogene Fibrillation* bezeichnet.

Wir sehen hieraus aber auch, daß der Achsenzylinder (im Gegensatz zu den Dendriten und der definitiven Verlagerung des Zellkörpers [3]), *(welche Prozesse auch erst später auftreten) von dem Reizzentrum wegwächst.*

Diese Beobachtung ist offenbar sehr wichtig.

[1]) Bezüglich der visceralen Natur des Trochlearis siehe Kapitel V.

[2]) Ich habe die Originalfigur Bok's nur insofern modifiziert, als ich den jüngsten, noch nicht aktivierten Neuroblasten näher der aktivierenden Bahn zeichnete als die andern, weil auch der Neuroblast, nach meiner Meinung, bevor er Dendriten hat, eine geringe stimulofugale Verlagerung erfährt.

[3]) Wenn die normale Reizung des Zellkörpers an Dendriten entlang von geringer Wichtigkeit ist oder eventuell fehlt, kann die Zelle sich auch in dieselbe Richting verlagern, in welcher der Axon auswächst, wie z. B. im sympathischen System (Axonreflex).

Es ist jedoch deutlich, daß der definitive Endpunkt des auswachsenden Achsenzylinders nicht durch diesen Prozeß allein bestimmt werden kann, was auch Bok einsah, der zu der Folgerung gelangte, daß die endgültige Verbindung durch das zweite Gesetz der Neurobiotaxis bestimmt ist, d. h. durch die stimulative Verwandtschaft des auswachsenden Achsenzylinders und des Gebietes (d. h. der Zelle oder des Dendriten), womit er sich in Verbindung stellen wird.

Vergleichung der Neurobiotaxis mit anderen Prozessen von Taxis und Tropismus.

An erster Stelle läßt sich nun die Frage aufwerfen: wie ist es möglich, daß in ein und derselben Zelle, der jungen Ganglienzelle, zwei einander entgegengesetzte Tropismen, ein stimulo-petaler Tropismus der Dendriten und ein stimulofugaler Tropismus der Achsenzylinder, auftreten können.

Es hat sich mir nun gezeigt, daß die Erscheinungen von Tropismus und Taxis in andern Organismen, in Verbindung mit der Mikrochemie der Neuronen, uns einen wertvollen Fingerzeig gibt, die Erscheinungen der Neurobiotaxis im allgemeinen und das kontrastierende Verhalten in der Wachstumsrichtung der Dendriten und Axonen zu entschleiern.

Namentlich bei der elektrischen oder *Galvanotaxis* liegen Prozesse vor, welche in hohem Grade an die soeben beschriebenen Erscheinungen im Nervensystem erinnern.

Unter Galvanotaxis versteht man bekanntlich das Phänomen, daß ein lebendes Wesen oder einer seiner Teile, wenn es sich in einem konstanten elektrischen Strom einer gewissen (*sehr geringen*) Stärke befindet, die Neigung hat, sich nach einem bestimmten Pole und zwar in den meisten, fast in allen Fällen, nach dem elektro-negativen Pol (der Kathode), zu wenden.

So wachsen die Wurzelspitzen der Pflanzen nach dem elektro-negativen Pol (Müller—Hettlingen), verlagern sich einzellige tierische Organismen nach derselben Richtung (Verworn, u. a.), und weichen die Tentakel einer Seequalle nach dem negativen Pole (nach der Kathode) ab (Bancroft).

Das Interessante is nun, daß *dieser Prozeß umkehrbar* ist.

Dadurch, daß das betreffende Objekt, wie die Wurzelspitzen wachsender Pflanzen (Gassner, Schellenberg) oder einzellige Tierchen (Loeb und Budgett; Coehn und Barratt) in eine stärkere Lösung von Kalium — oder Natrumchlorid gebracht werden (welche Stoffe gleichzeitig das Leitungsvermögen des Wassers erhöhen), wird der Tropismus umgekehrt und wendet das betreffende Objekt sich nach dem positiven Pole (der Anode).

Wahrscheinlich ist dies zu erklären durch die Tatsachen der Adsorbtion, welche die Kapillar-Chemie uns gelehrt hat, wobei Umkehrungsprozesse der an einer Oberfläche vorkommenden Ladungen durch Elektrolyten wie NaCL und KCL häufig vorkommen.

Auch das unbelebte Eiweiß zeigt in einem galvanischen Strome eine Verlagerung, die umkehrbar ist (HARDY): die *Kataphorese.*

Im Gegensatze zu den obenerwähnten Tropismen erfolgt jedoch die Verlagerung des *Eiweißes* und des *Lezithins* schon *unter gewöhnlichen Umständen*, (d. h. in den Umständen, in welchen es sich in unserm Körper befindet) *nach dem positiven Pol.* Ein Zusatz von Kalium erhöht bloß den anodischen Charakter dieser Verlagerung, und der *Axon und Markscheidenstoff* einer frisch aus dem Körper geschnittenen Nervenwurzel zeigt in einem galvanischen Strome sogar eine sehr starke Verlagerung *nach dem positiven Pole* (HERMANN).

Durch Säuren kann jedoch die Verlagerung des eiweißartigen Stoffes umgekehrt, und nach dem negativen Pol (Kathode) hin gerichtet werden.

Es gibt nun sehr vieles, was dafür spricht, daß diese kapillar-chemischen Vorgänge und Galvanotropismen anwendbar sind auf die Bildung des Nervensystems durch die Reize, die sie treffen.

An erster Stelle wissen wir, daß ein in Aktion (Reizung) befindlicher Teil unseres Nervensystems eine *Kathode* bildet in Bezug auf seine Umgebung, die mit andern Worten ein *anodisches Feld* darstellt in Hinsicht auf das *Reizzentrum.*

Die Nervenzellen, die sich nun in der Umgebung jenes elektronegativen Reizzentrums befinden, werden als erste Erscheinung einen anodischen (der Ausstrahlung des Reizzentrums entsprechenden) Ausläufer aufweisen auf Grund des experimentell bewiesenen anodotropischen Charakters des Protoplasmas. Dieser erste Ausläufer ist der Achsenzylinder.

Die alkalische Reaktion der den Achsenzylinder umgebenden Körperflüssigkeit wird dieses *anodotropische Wachstum* fördern, entsprechend den Erfahrungen bei der Kataphorese.

Man findet außerdem später in dem *Achsenzylinder* selber, viel mehr als anderswo im Neuron oder in dessen Umgebung, einen hohen Gehalt an Chloriden, welche teilweise gebunden sind an Alkalis, wie MACDONALD und MACALLUM [1]) und MENTEN unabhängig von einander und auf verschiedene Weisen nachwiesen. Dieser hohe Gehalt an Alkalichlorid wird ebenfalls (in Übereinstimmung mit den obenerwähnten Erfahrungen bei Pflanzenwurzeln und Amoeben) den anodotropischen in casu stimulo-konkurrenten Charakter seines Protoplasma's verstärken, und außerdem erhöht er sein Leitungsvermögen [2]).

Erst *viel später entsteht der Dendrit* und noch etwas später, im Anschluß an denselben, beginnt der Zellkörper selbst sich zu verlagern und zwar,

[1]) Wie das viele Chlor in den axonalen Abschnitt des Nerven kommt ist unbekannt. Es scheint mir möglich, daß es bedingt ist durch den anodotropischen Charakter des Chlors, als Anion und vielleicht durch eine erhöhte Permeabilität des Protoplasmas für dieses Anion, was bei Anionen mehr vorkommt (vergl. HAMBURGER).

[2]) Neuerdings hat wieder BECCARI auf die erhöhte Reizbarkeit und den für den Reizablauf günstigen Einfluß durch Zusatz von Kationen (Na und K) gewiesen.

wie der Dendrit, nach dem im Reizzustande befindlichen elektro-negativen Zentrum hin (also stimulopetal).

Dieser stimulopetale, kathodische Tropismus der Dendriten und des perinukleären Zellplasmas fällt ungefähr mit dem Auftreten der nukleinsauren Derivate zusammen, die unter dem Namen der NISSL'schen Körperchen bekannt sind, und findet erst statt, wenn der Axon sich schon fast seinem Endpunkt genähert hat und das Neuron sich also in einem fortgeschritteneren Zustande der Entwicklung befindet (CAJAL).

Dieser Tropismus, gefolgt von einem allmählichen Kürzerwerden des Dendriten und einer Verlagerung der Zelle selbst, steht im Einklange mit den protoplasmatischen Reizungserscheinungen an der Kathode zufolge PFLÜGER's Gesetzen, wie diese sich in dafür empfindlichem Protoplasma äußeren (LOEB, MAXWELL) und hat nicht nur zur Folge, daß diese Teile sich nach dem elektronegativen, in Reizung befindlichen Felde, begeben, aber ist vermutlich verbunden mit einer erhöhten Reizbarkeit an jener Stelle *(erhöhte Reizbarkeit an der Kathode).*

So finden wir also in der ersten Entwicklung der stimulo-konkurrenten Axonen eine Folge des durch vermehrten Chloralkaligehaltes erhöhten, experimentell bewiesenen anodo-tropischen Charakters des Protoplasmas, während die viel später auftretende Bildung und Zusammenziehung der den Eindruck aufnehmenden Ausläufer der Nervenzellen (Dendriten) und die Verlagerung des perinukleären Protoplasmas in dieser Richtung, ein reizsuchender Tropismus, ein besonderer Fall von PFLÜGER's *Gesetzen bezw. der kathodischen Reizung des Protoplasmas ist.*

Von Gesichtspunkte der Untersuchungen HARDY's, die nach GREELEY auf intraprotoplasmatische Kolloidsuspensionen angewandt werden dürfen, gibt es sogar noch Argumente, welche die Verlagerung der Dendriten und des Zellkörpers nach der Richtung des Reizes hin begünstigen; denn wir wissen, daß die Dendriten und der Zellkörper sich von dem Achsenzylinder durch den Besitz der NISSL*'schen Substanz* unterscheiden, die sich während des Lebens (COWDRY) namentlich während der Entwicklung (VAN BIERVLIET) in einem mehr oder weniger flüssigen Zustande befindet, und in welche die *fibrilläre Substanz* eingebettet ist.

Diese NISSL*'sche Tigroid-Substanz* aber ist ein saures Derivat (eine Verbindung von Nucleinsäuren mit Eisen), und ihr saurer Charakter wird nach HARDY's Untersuchungen die nach der Kathode gerichtete Verlagerung der Kolloiden, die darin suspendiert sind, begünstigen.

Mit Hinsicht auf die besondere Rolle der NISSL-*Substanz* bei diesem Prozeß wäre es auch zu erklären, daß die tigroidlosen Plakodenzellen und Neuroblasten noch eine stimulofugale (anodale) Verlagerung aufweisen (in demselben Sinne wie der junge Achsenzylinder) und der kathodische Tropismus erst auftritt, wenn die NISSL'sche Substanz sich in ihr zu bilden anfängt.

Die letztgenannte Substanz hilft uns also die relativ späte Bildung der Dendriten zu erklären, da das Chromatinderivat erst in dem Zellkörper

erscheint in einem Entwicklungsstadium, in dem der Achsenzylinder bereits sein Wachstum über eine große Strecke ausgedehnt hat.

Die Zeit- und Richtungsunterschiede zwischen dem Auswachsen des Achsenzylinders und der Dendritenbildung wären also die Folgen des im allgemeinen anodisch kataphoretischen Charakters des genuinen Albumens und des Lezithins, der alkalischen Reaktion der perizellulären Flüssigkeit und der Tatsache, daß eine große Menge Alkalichlorid sich in dem Achsenzylinder anhäuft, dessen Leitungsvermögen und anodotropischer Charakter dadurch erhöht wird, während andererseits die nukleinensauren Salze, welche das perinukleäre Protoplasma und den Dendriten kennzeichnen, erst viel später erscheinen und dadurch der ausgeprägte stimulopetale (kathodische) Tropismus dieser Teile erst später auftritt [1]).

Monoaxonismus und Polydendritismus.

Es gibt noch einige Punkte, die in dieser Besprechung zu erörtern sind.

Die *erste Frage* ist, warum immer nur *ein* Achsenzylinder *die Zelle verläßt* [2]), welcher bloß durch Kollateralen kompliziert wird, die während seines Verlaufes annähernd senkrecht von ihm ausgehen (Fig. 11 B), während *von dem Zellkörper* eine *große Anzahl* Dendriten nach mehreren Reizzentren auswachsen können und dies im allgemeinen auch tun. *(Monoaxonismus* und *Polydendritismus.*

Um den *Monoaxonismus* zu erklären, müssen wir erst ins Auge fassen, daß bei einem polaren Tropismus, wie es der Galvanotropismus in hervorragender Weise ist, sich das Objekt unter dem Einfluß des Stromes *so* stellt, daß dessen Einfluß an beiden Seiten des Objektes gleich groß ist. Nur dann tritt der Gleichgewichtszustand ein.

Es ist nun ohne weiteres klar, daß das Auswachsen des Achsenzylinders in dem Strome von dem kathodischen Feld nach der Anode nur einen Gleichgewichtszustand findet in der Längsrichtung des Stromes.

Die senkrecht, stimulofugal auswachsenden Axone der Neuroblasten

[1]) Nur die Frage würde noch zu beantworten sein, warum die alkalische Reaktion der Körperlymphe, welche die gleiche um den Achsenzylinder und die Dendriten ist, nicht das kathodische Auswachsen der letztern stört. Grade dieser Umstand aber beweist Richtigkeit der Ansicht Loeb's und Budgett's, daß der dem Erregungsgesetze folgende kathodische Tropismus in der Hauptsache von *intra*zellulären protoplasmatischen Prozessen abhängig ist, in denen das extrazelluläre Medium nicht eine solche Rolle spielt wie in anodalen Extensionen.

Es ist wahrscheinlich, daß sowohl das spätere Auswachsen der Dendriten als ihre sekundäre Kontraktion, welche die Verlagerung des Zellkörpers in sich schließen, ein, von dem anodalen Auswachsen des Achsenzylinders prinzipiell verschiedener Prozeß ist, für den eine weitere Ausbildung des Neurons erforderlich ist.

[2]) Die Horizontalzellen Cajal's können zwar zwei oder mehr Achsenzylinder aufweisen, diese gehen aber nie aus dem Zellleib hervor, sonern entstehen *auf weiter Entfernung von einander*, aus verschiedenen Dendriten (siehe Seite 16 und Fig. 10).

(Fig. 36), sowie die senkrechte Stellung der Kollateralen auf dem Achsenzylinder (Fig. 11 B), sind also die natürlichen Konsequenzen des vollkommen bipolaren Irraditionsstromes.

Wenn nun aber *zwei* (oder mehr) Bahnen oder mehrere Zentren *gleichzeitig* eine Zelle aktivieren, dürfen wir in solchen Fällen doch nur *einen* Achsenzylinder in der Resultante der beiden (oder mehr) Stromrichtungen (in der Resultante der bioelektrischen Felder) erwarten, da nur in dieser Linie der gleiche Einfluß zu beiden Seiten der wachsenden Achsenzylinderanlage, also ihr energetisches Gleichgewicht, realisiert ist.

Was wird nun geschehen, wenn zwei oder mehr aktivierende Zentren *nicht gleichzeitig sondern auf denselben Zellleib* einwirken?

Von diesen aktivierenden Zentren wird eines das erste sein und den Anstoß zu der Ausbildung eines Achsenzylinders geben.

Wenn jedoch ein Achsenzylinder angefangen hat zu wachsen, d. h. wenn eine eferente Fibrillenzone sich am Zelleib gebildet hat, dürften wir erwarten, daß die Bedingungen, welche diese fibrillogene Zone durch ihr größeres Leitungsvermögen (s. o.) darbietet, so günstig sind, daß jeder neue Reizstrom, statt einen neuen Achsenzylinder an einer andern Stelle zu bilden, an dem bereits vorhandenen, mit besserm Leitungsvermögen ausgestatteten Punkt angreifen wird, dessen Weiterentwicklung er beeinflussen dürfte, ohne jedoch einen neuen Achsenzylinder ins Leben zu rufen.

Die zuerst entstehende Zone von eferenten Fibrillen des Achsenzylinders, deren polarer Charakter auch noch dadurch demonstiert wird (Held), daß sie zusammenfällt mit dem Diplosomen-Zentrum (siehe S. 29) wird dadurch der preferierte Abfuhrweg für *alle* Reize, welche den Zellleib treffen.

Die Verhältnisse für die Dendritenbildung sind aber ganz andere.

Wenn ein Reiz auftritt in der Nähe der Zelle, wird sich der nächstliegende Teil des Protoplasmas jener Zelle in der Richtung der Kathode verlagern, d. h. in der Richtung jenes Reizes.

Bei der Gleichheit jenes Protaplasmas, namentlich bei der Ubiquität der Nissl*'schen Substanz in der ganzen Zelle (mit Ausnahme des Axons), ist dieser Prozeß aber nicht auf ein Feld beschränkt.*

Später auftretende, anderswo gelegene Reizzentren werden neue protoplasmatische Verlagerungen in ihrer Richtung verursachen müssen, wenn der nach dem ersten Reizzentrum ausgewachsene Dendrit nicht in der Richtung jener Reizzentren liegt. Dabei wird das Auswachsen des *Hauptdendriten* und schließlich die *Verlagerung des Zellkörpers* in der Richtung des *größten Reizes erfolgen* (wo denn auch das Zentrosom sich legen kann; Fig. 12 und S. 18).

M. a. W.: *wenn ein anderer Reiz, als derjenige, der die erste Achsenzylinder-anlage bildete, den Zellkörper erreicht, wird er sich keinen neuen Ausgang (Axonhügel) bilden,* da dies mehr Energie erfordern würde als das Benutzen des bereits vorhandenen Abfuhrweges, dessen große Leitungsfähigkeit

in der bereits anwesenden fibrillogenen Zone einen Ausdruck findet[1]).

Dem gegenüber wird jeder neue, von einem anderswo gelegenen Zentrum kommende Reiz einen neuen Dendriten oder Nebendendriten erzeugen, da der bereits bestehende Dendrit der zu einem bestimmten Reizpunkt ausgewachsen ist, nicht in der Richtung eines anderen Reizstromes liegen *kann*, es sei denn, daß er sich verlagerte. Dann verlagert sich aber irgend ein, dem Reiz näher liegender Zellabschnitt, der dem Dendriten völlig gleich ist, ebenso leicht.

Die Selektivität der neurobiotaktischen Prozesse in Übereinstimmung mit psychologischen Gesetzen.

Ich komme nun zu dem *zweiten* und wichtigsten *Punkt* bezüglich der Bahnbildung: der Frage, wodurch die *Selektivität* der Verbindungen bestimmt wird.

Es ist der Beobachtung aller frühern Untersucher entgangen, daß die Selektivität der Bahnbildung von simultaner oder besser korrelierter Reizung bedingt wird. Cajal nahm verschiedene chemische Reaktionen an und schrieb sogar den Spongioblasten (Gliazellen) eine Rolle bei der Sekretion solcher Anziehungsstoffe zu, ohne jedoch die zeitlich bedingenden Momente für diese „Sekretionen" ermitteln zu können. Held sprach von einem „Prinzip der Auswahl", auf deren Charakter er nicht weiter eingeht, und in bezug auf seine eigenen sonst so interessanten Untersuchungen bemerkt Harrison richtig: „Es gibt nichts in der gegenwärtigen Arbeit, was auch nur irgend welches Licht auf den Prozeß wirft, durch den die endgültige Verbindung zwischen dem Nerven und seinem Endorgan determiniert wird".

Daß die Verwandschaft, welche für die endgültige Verbindung in dem Zentralnervensystem, sowohl für die Dendriten und die Zellverlagerung als für die Achsenzylinder eine Rolle spielt, in der korrelierten, meistens in der synchronischen Reizung der Elemente besteht, konnte ich, nachdem ich es aus dem selektiven Charakter der Zellverlagerungen abgeleitet hatte, ebenfalls bei den in dem Nervensystem bestehenden axonalen Verbindungen demonstrieren.

Es erklärt sogar eine Reihe von Eigentümlichkeiten in dem Verlauf von Faserbahnen, welche uns andernfalls als konstante, aber schwer zu deutende Tatsachen entgegentreten, besonders in dem Verlauf der sogenannten „zentral-motorischen Bahnen", wie die Pyramidenstränge, worauf ich in dem Kapitel über das Rückenmark (bei den Säugern) zurückkomme.

Dieses *Hauptgesetz der Neurobiotaxis* zeigt uns nicht nur, daß das fundamentale psychologischeGesetz der Assoziation auch ein anatomisches Ge-

[1]) Auch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß, falls sich bereits Nissl-Substanz gebildet hat, das Zellprotoplasma, wegen des besonderen tropistischen Charakters, den die Nissl-Substanz dem von ihr umfaßten Protoplasma gibt, nicht mehr so leicht einen stimulo-konkurrenten Ausläufer bilden (nicht mehr anodo-tropisch reagieren) kann.

setz ist, sondern auch, wie wunderbar polar der ganze Charakter der Bahnbildung ist, und wie gut diese in die Klasse der galvanotaktischen und galvanotropischen Erscheinungen paßt.

Um diese Selektivität etwas mehr zu beleuchten, muß ich die Aufmerksamkeit auf die folgenden Punkte lenken.

Wir können annehmen, daß ein Erregungszustand, wenn er einmal am Anfange des Achsenzylinders eingesetzt hat, sich schnell fortpflanzt — es wird sogar vermutet, mit gradweise erhöhter Kraft [1]) — und ein Strom von relativ großem negativem elektrischem Potential die Wachstumskeule des Achsenzylinders erreicht und darüber hinweg irradiiert. Wenn wir nun annehmen, daß in der Nachbarschaft dieser Wachstumskeule oder seiner Telodendrien zwei Nervenzellen liegen, von denen die eine sich schon in Reizung, d. h. in einem Zustande von Ionisation befindet, die andere nicht, dann wird die Wachstumskeule den größten Einfluß auf die schon gereizte Zelle ausüben können, und diese Zelle wird ihrerseits die Wachstumskeule am meisten beeinflüssen können.

Der negatieve Potential, der längs des Achsenzylinders verläuft, wird seine natürliche Auswahl treffen in der bereits ionisierten Zelle und nicht in einer Zelle, welche nicht gereizt ist und welche, als relativ indifferentes Objekt, in Bezug auf diesen wachsenden Achsenzylinder keinen selektiven Punkt zwischen all den andern passiven (nicht gereizten) Zellen darstellt.

Veilleicht spielt die *nach* ihrer Reizung auftretende, der negativen Schwankung direkt folgende, erhöhte *anodische Potentialdifferenz* jener Zelle dabei die Hauptrolle, weil wir annehme müssen, daß (im Gegensatz zum Dendriten) ein Achsenzylinder, also der Reizstrom, sich dem anodischen Felde zuwendet.

Auch in der Physiologie gibt es Tatsachen, die dafür sprechen daß ein gerade zuvor aufgetretener Reiz auf die Bahnung eines neuen Reizes in derselben Richtung einen fördernden Einfluß ausübt. SHERRINGTON betont, „that the threshold of a reflex is lowered by the excitation just preceeding its own". Auch läßt sich hierdurch erklären, daß solch eine Schaltstelle zwischen zwei Neuronen (ein Synaps) „is an apparatus for coordination and introduces a *common path*" (von mehreren Reizen) (l. c. S 184, 351).

Was den Umstand anbetrifft, daß axonale Endigungen niemals mit axonalen Endigungen kommunizieren und dendritischen niemals mit dendritischen, ist von dem hier vertretenen Standpunkte polarer elektrolytischer Verhältnisse keine weitere Erklärung nötig, da dies notwendigerweise in sich schließt, daß gleichnamige Auswüchse einander abstoßen.

Man könnte hier die Frage aufwerfen, warum die Achsenzylinder derselben Zellgruppe, wenn gleichnamige Kräfte einander abstoßen, das Bestreben haben, sich zu einem Bündel zu vereinigen.

[1]) Manchmal nimmt der Achsenzylinder in zellulifugaler Richtung auch an Umfang zu (JOHNSTON, TRETJAKOFF).

Wir wissen aber, daß in gleicher Richtung gleichzeitig von einem gleichnamigen Potential durchlaufene Kolloidfasern eine Anziehung auf einander ausüben.

In sehr interessanter Weise kommt diese Auffassung, diese funktionelle Begründung der Selektivität, uns zu statten, um die Verbindungen zu begreifen, welche das zentrale Nervensystem mit den Muskeln eingeht.

Bok hat gezeigt, daß man den planmäßigen Verband zwischen bestimmten Muskeln und bestimmten (manchmal ziemlich entfernten) Stellen des Zentralnervensystems dadurch erklären muß, daß Kontraktionszustände der Muskeln (deren Ausbildung der der Nervenwurzeln vorangeht) als tropistische Wachstumsreize auf zentrale Nervenfasern wirken. Eine durch irgend einen Umstand hervorgerufene Kontraktion in einem Myotom wird die in jenem Augenblick in dem Nervensystem d. h. in den zuerst sich ausbildenden Längsbahnen, anwesenden Reizströme auf sich lenken [1]).

In Übereinstimmung damit ist die Tatsache, daß die ersten Vorderwurzeln als Kollateralen zentraler Längsbahnen entstehen (Coghill, Fig. 72 *A*). Später werden die durch solche Längsbahnen aktivierten Vorderhornzellen diese Kollateralen vertreten und ihre Achsenzylinder in die kontrahierenden Myotomen schicken.

Hieraus geht hervor, dasz die Myotome die in dem Augenblick der Kontraktion im Zentralnervensystems anwesenden Reizströme *aktualisieren* und die dadurch sich bildenden Kollateralen oder Wurzeln zu sich ziehen, deren Reize ihrerseits diese Kontraktion *integrieren*.

Ist einmal die Verbindung mit dem Myotom zustande gekommen, dann kann die Kontraktion auch *hervorgerufen* werden durch die Reizströme der Längsbanen und Wurzeln aus dem Zentralapparat.

Bok hat darauf hin gewiesen, daß ein kontrahierendes Myotom (resp. Branchiomer), infolge der von der Kontraktion resultierenden Bewegung, neue Reizungen der Sinnesorgane des Tieres hervorruft. Diese Reize werden zentripetalwärts zum zentralen Nervensystem geleitet und treffen bei ihrem Verlauf innerhalb des zentralen Nervensystemes *irgendwo zusammen. Späterwächst das motorische Neuron dieses kontrahierenden Myotoms an jener Stelle aus*, weil diese Stelle in dem Augenblick Prädilektionsstelle ist. Bestimmte Zellen werden infolgedessen in ihrer weiteren Entwicklung gelenkt durch die Kontraktion einer bestimmten Muskelanlage, weil sie in synchroner Aktion damit sind, und dem neurobiotaktischen Hauptgesetz der synchronen Korrelation gemäß werden die von diesen Zellen sprossenden Fasern diesem Muskel zuwachsen. Die motorischen Wurzelfasern bilden also eine Schaltung zwischen den (von der kontrahierenden Muskel zu neuen Reizaufnahmen veranlaßten) Sinnesorganen und diesem Muskel selbst.

So zeigt sich, daß auch die Endpunkte eines Reflexbogens definiert sind durch synchrone Korrelation, dadurch, daß ein Muskel mittelst seiner Kontraktion immer bestimmte Sinnesorgane aktualisiert. Reizung dieser Sinnesorgane wird später Kontraktionen hervorrufen in diesem speziellen Muskel. Das Sinnesorgan wird dann der primäre Ausgangspunkt, der Muskel der Effektor dieses Reflexbogens. Man könnte

[1]) Etwa wie das proliferierenden Bindegewebe in den Versuchen von Cajal die Kollateralen der Wurzeln und Seitenssträngen anziehen (Seite 58 Füsznote).

sagen: der Reflexbogen ist Teil eines Reflexkreises, *vor* dem Entstehen des Bogens gab der Muskel durch seine Kontraktionen Anlaß zu Sinnesreizen, *nach* demselben gibt die Reizung dieses Sinnesorganes reflektorisch Anlaß zu einer Kontraktion dieses Muskels.

Diese Auffassung Bok's gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man die direkt auf eine Muskel-Kontraktion *folgende anodische Potential-Erhöhung* als bestimmenden Faktor annimmt (siehe Seite 71).

Diese Theorie des „Reflexkreises", wie sie von Bok *genannt wurde, erklärt sehr vieles im Wesen der Reflexe. Diese sind nicht teleologisch entstanden, sondern aus Zufallshandlungen hervorgegangen, welche die in dem Augenblick der Handlung aktuellen Reizzustände in ihrer Sphäre lenkten, um dann später von diesen Reizsphären ausgelöst zu werden.*

Leitungsverbesserungen während der Phylogenese.

Ich will die Frage der interneuronalen Verbindungen nicht verlassen, ohne betont zu haben, daß das *größere Leitungsvermögen, welches der Achsenzylinder im Vergleich zu den Dendriten besitzt,* der Verlagerung der Nervenzelle in der Richtung nach dem Reizzentrum hin, eine besondere Bedeutung gibt.

Diese Verlagerung führt nämlich eine Verkürzung des dendritischen und eine Verlängerung des axonalen Weges für den Nervenstrom herbei (Fig. 37) und infolgedessen eine *Verbesserung (Verschnellung) der Leitung.*

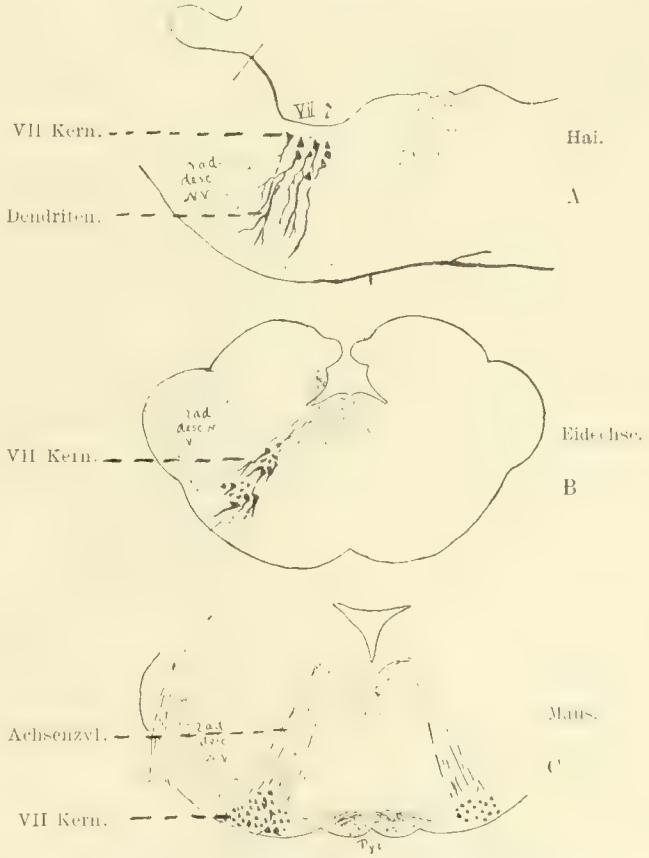


Fig. 37. Verlagerung des Facialiskernes. Verkurzung der Dendriten und Verlängereng der Achsenzylinder

Da die verkürzende Kontraktion der Dendriten in Fällen wie beim Hinabsteigen des Facialiskernes bei den Säugern von einer Verlängerung (Expansion) des Achsenzylinders begleitet ist, können wir die Frage aufwerfen, ob nicht eine Analogie dieses Vorganges mit dem bei Muskeln beobachteten Prozesse besteht, wo sich bei der Schliessung des Stromes neben der Kontraktion an dem kathodischen Pole eine Expansion an dem anodischen Pole zeigt.

Die prinzipielle Analogie zwischen dem Erregungsgesetz für Muskeln und Nerven ist wohl bekannt.

Dieselbe Art der *Leitungsverbesserung* wird uns in etwas anderer Form demonstriert durch die verschiedenen Wegstrecken, welche die Hinterwurzel-Vorderhornreflexe des Rückenmarkes bei verschiedenen Wirbeltieren durchlaufen.

Dieser Reflex wird bei den Fischen hauptsächlich dargestellt durch

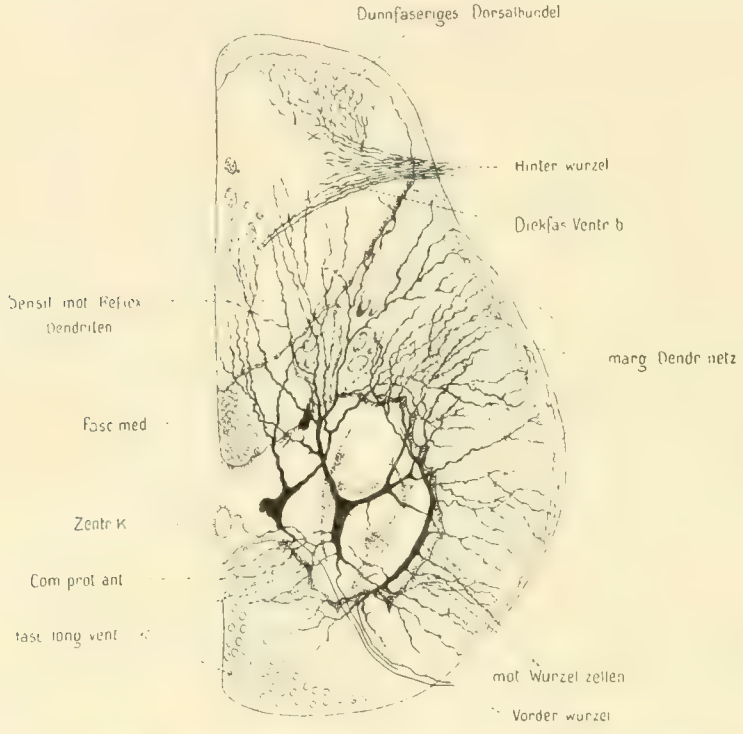


Fig. 38. Demonstration der Hinterwurzel-Vorderhornreflexe bei einem Rochen. Die Dendriten der Vorderhornzellen verästeln sich bis in die graue Substanz der Hinterhörner, n. Von Lenhossek.

lange, bis in das Hinterhorn hineinragende Dendriten der Vorderhornzellen (Fig. 38); bei Vögeln und Säugern dagegen durch ein längeres Auswachsen der Hinterstrang-Kollateralen (Fig. 39). Auch in diesem Falle findet man also, daß eine dendritische Wegstrecke von einer axonalen Wegstrecke ersetzt wird, was infolge der besseren Leitungsverhältnisse in dem Axon, resp. Axon-Kollateral eine Verbesserung bedeutet. und ermöglicht wird durch die größere und raschere Wachstumstendenz der Achsenzylinder im Vergleich zu den Dendriten. Hierdurch muß auf die Dauer der dendritische Weg gegenüber dem axonalen weichen.

Auch die Verzögerung des Nervenstroms in der interneuronalen Schaltung, *in der Synaps*, kann durch gewisse Vorgänge vermindert werden.

Sehr interessant in dieser Hinsicht ist das bereits erwähnte Verhalten bei der MAUTHNER'schen Zelle der Fische, wo der Übergang des zuführenden Stromes teilweise an dem Achsenzylinderhügel selbst mittels der Axonkappe (Fig. 24) stattfindet, und wo vermutlich die am wenigsten störende Synaps gebildet wird.

Andere Verbesserungen in der Überführung des Stromes werden in anderen Gleichgewichtsorganen gesehen, z. B. den Korbzellen der Kleinhirnrinde, wo Fibrillen der Körbchen direkt in die Fibrillen (Fig. 23) der PURKINJE'schen Zellen übergehen.

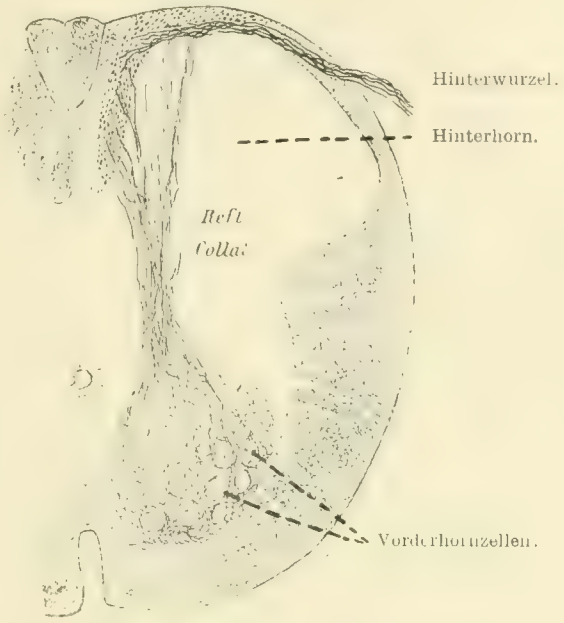


Fig. 39. Demonstration der Übermittlung der Hinterwurzel-Vorderhornreflexe bei Saugern. Die Achsenzylinder der Hinterstränge senden Kollateralen zu den Vorderhornzellen, n. VON LENHOSSEK.

Die Synaps.

Hierbei drängt sich uns die Frage nach dem *Wesen der Synaps* auf.

An der Stelle der interneuronalen Schaltung, die man als *Synaps* bezeichnet, liegen einige physiologische Eigentümlichkeiten vor, welche hier erwähnt werden müssen. Die zuerst auffallende Eigentümlichkeit ist, daß der Reizstrom an dieser Stelle *nur in einer Richtung* erfolgen kann, und die zweite ist, daß der Reizstrom an dieser Stelle eine *Verzögerung* erfährt.

Während es experimentell leicht nachweisbar ist, daß in einem Axon (z. B. in einem motorischen Nerven) und auch in dem Dendriten (z. B. in einem sensiblen Nerven) — wenn dieselben in der Mitte gereizt werden — der Reizstrom nach beiden Seiten abläuft, zeigt sich, daß die Synaps — die Übergangsstelle zwischen zwei Neuronen — nur durchgängig ist in der Richtung von dem Axonende nach den Dendriten (siehe Fig. 40). Auch die stärksten Reize gehen nicht in ungekehrter Richtung durch (in normalen Verhältnissen).

Daß der Nervenstrom an der Synaps eine Verzögerung erfährt, geht daraus hervor, daß eine Nervenstrecke, in der ein Synaps vorkommt, mehr Zeit fordert, um ganz durchlaufen zu werden, als eine ebenso lange, aber ununterbrochene Strecke, sei es, daß sie dendritischer oder axonaler Natur sei.

Wir müssen versuchen, diese synaptalen Erscheinungen in dem Lichte der neurobiotaktischen Eigenschaften des Neurons zu betrachten, weil sie offenbar zusammenhängen mit der Polarisation desselben.

Was die Verzögerung des Reizstromes in der Synaps anbelangt, wäre es möglich, daß sie bei verschiedenen Synapsen verschieden ist, indem sie nur gering sein dürfte an solchen Übergangsstellen, wo die Fibrillen des ersten Neurons direkt in diejenigen des zweiten Neurons übergehen, wie dies in dem Vestibularapparat (s. o.) oft der Fall ist. A fortiori kann dies erwartet werden in Schaltungen, wie sie in der Mauthnerschen Zelle mittels der Axonkappe stattfinden. Leider sind die Verhältnisse dort aber so, daß sie nicht leicht der physiologischen Untersuchung zugängig sind. Wahrscheinlich ist die Synaps-Verzögerung größer, wo der histologische Verband nur aus einer Kontiguität, nicht aus einer Kontinuität besteht und am allergrößten, wo diese Kontiguität, diese Annäherung, sogar noch geschaffen werden muß, also bei neuen oder selten vorkommenden Schaltungen.

Die Verzögerung an der Synaps läßt sich an solchen Stellen schon vermuten aus der folgenden Betrachtung: Die Schnelligkeit, welche experimentell an Nerven festgestellt ist, variiert von 1 m bis 120 m pro Sekunde. Hätte der Reizstrom an einer Synaps, wo noch keine Kontiguität besteht, eine Schnelligkeit, die bestimmt wird durch die Konvektion der Ionen, dann würde dieselbe — wenn man die schnellsten Ionen als ihre Träger betrachtet — sich um mehr als 1000 × langsamer erweisen.

Nun ist zwar die Stelle des Überganges in den meisten Fällen eine kurze Wegstrecke, aber sogar eine so kurze, wenig oder nicht gebahnte Wegstrecke genügt offenbar, um die Schnelligkeitsdifferenz bemerkbar zu machen.

Was die bloße Durchgängigkeit in *einer Richtung* anbelangt, so hängt dieselbe — wie gesagt — auf das engste zusammen mit der Polarisation des Neurons, weil das synaptale Nervensystem zuerst auftritt mit dem Auftreten der polarisierten Neuronen und ein Nervensystem, welches aus primitiven, nicht polarisierten Ganglienzellen aufgebaut ist, wie dasjenige der Coelenteralen *asynaptal* ist (SHERRINGTON), d. h. nach beiden Seiten durchgängig.

Wir wissen außerdem, daß die Dendriten sowohl wie die Achsenzylinder Produkte der Reize sind: der Axon ein Bildungsprodukt des Reizstromes, welches mit diesem Strom mitwächst, und der Dendrit ein Bildungsprodukt, das durch den Reizstrom angezogen wird.

Bei der üblichen Durchströmung der Synaps in der Richtung vom Axon zum Dendrit (Fig. 40. oben) wird also ein und derselbe Reiz den Axon nach der Zelle des zweiten Neurons und die Zelle bezw. die Dendriten nach dem Axon ziehen.

Denkt man sich aber, daß der Reiz in entgegengesetzter Richtung verläuft, dann würde er infolge des stimulo-petalen Charakters des Dendriten

diesen nach sich hinziehen und infolge des stimulo-fugalen Charakters des Axons jenen von der Zelle abziehen, also die beiden von einander entfernen (vergl. Fig. 40 unten).

Ich möchte nicht entscheiden, ob diese Betrachtung genügt, um das synaptale Verhalten: die Unmöglichkeit einer umgekehrten Durchströmung des Synapses zu erklären.

Jedenfalls ist es sicher, daß die vorliegenden Tatsachen sich vorzüglich dekken mit den Tatsachen der Neurobiotaxis und mit der galvano-tropischen, neurobiotaktischen Polarisation des Neurons [1]).

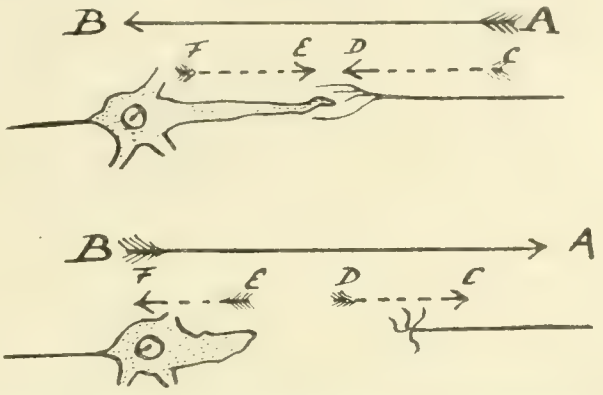


Fig. 40. Erklärung der Synaps aus der neurobiotaktischen Polarisation des Neurons.

Die voll gezeichneten Pfeile demonstrieren den Verlauf des Reizes. Die gestrichelten Pfeile die Richtung der dadurch verursachten Tropismen. Fig. 40 oben demonstriert die Annäherung von Achsenzylinder und Dendriten bei der normalen Durchströmung des Nervensystems. Fig. 40 unten demonstriert die Entfernung in der Synaps beim Versuch der umgekehrten Durchführung des Reizes.

Die Markumscheidung der Achsenzylinder.

Der letzte Punkt, den ich hier behandeln möchte, ist die Frage: warum die meisten Achsenzylinder im Zentralnervensystem eine Markscheide erhalten, und warum diese Markscheide nicht an der Zelle und den Dendriten vorhanden ist [2]).

Wenn mann sich hier mit einer teleologischen Erklärung zufrieden geben

[1]) Gegen die Auffaßung, daß das Verhalten an der Synaps — namentlich auch die Verzögerung, welche dort stattfindet, durch einen Amöboïdismus erklärt werden könnte — hat SHERRINGTON angeführt, (Integr. Action S. 24, unten) daß die Latenzzeit eines Reflexes nicht verkürzt wird, wenn ein Schlag verteilt wird in zwei: einem Initial- und einem Inkrementalschlag. Obschon der letztere eintritt, wenn der Reflex schon im Gang und die Verbindung also hergestellt ist, ist doch die gesamte Latenzzeit des Inkrementalschlags und des Initialschlags nicht geringer, als wenn die ganze Kraft auf einmal gebraucht wird. Es scheint mir indessen, daß die auch von SHERRINGTON gefundene Tatsache, daß die Latenzzeit bei dem Inkrementalschlag mehr als 20 % kürzer ist, als bei dem Initialschlag (0,038 sec. gegen 0,048 sec.) beweist, daß bei der Initialschlag etwas besonderes stattfindet, was bei dem Inkremetalschlag nicht mehr stattzufinden braucht, und es ist mir wahrscheinlich, daß es sich dabei sehr wohl um eine neurobiotaktische Orientierung der Telodendrien und Dendriten, resp. ihrer inneren Kolloidpartikel, handeln kann. Auch seine Wahrnehmung, daß „the threshold of each succeeding reflex in lowered by the excitation just preceeding its own" (l. c. S. 184) spricht zu Gunsten meiner Auffassung.

[2]) Ich gehe hier nicht näher ein auf die Markscheide um das periphere Stück einer

wollte, würde es genügen zu sagen, daß die Anwesenheit der Myelinscheide um den Achsenzylinder wahrscheinlich eine Isolierung des Stromes zustande bringt, und daß eine solche isolierende Scheide nicht an Stellen vorkommen darf, wo der Strom von einem Neuron auf ein anderes übergeht (Dendriten, Zellkörper, Telodendrien).

Indessen ist eine solche Erklärung in dieser Form nicht erlaubt und würde uns der Lösung der Frage nicht näher bringen, in welcher Art und Weise der Prozeß der Markanhäufung in der Nähe des Achsenzylinders vor sich geht und wodurch das Freibleiben davon an einigen andern Stellen effektuiert wird.

Wir müssen vielmehr der Ursache nachspüren, welche zur Anhäufung von Mark rund um den Achsenzylinder führt und untersuchen, warum das Mark sich nicht scheidenartig um die Zelle und den Dendriten anhäuft.

Daß der primitive Achsenzylinder selbst imstande ist, Mark zu bilden habe ich bereits bei der Beschreibung der Markscheide erwähnt. Es zeigt sich dies am deutlichsten in dem Zentralnervensystem, wo keine *Schwann*schen Zellen vorkommen, die dazu (wie im peripheren Nervensystem) beitragen können, und dem Achsenzylinder aufliegende Gliazellen nur selten, mit Markkörnern, versehen gefunden werden (vergl. Fig. 21, unten).

Wir wissen weiter aus den Untersuchungen Ambronn's und Held's, daß die Markbildung stark beeinflußt wird durch die Funktion — die Benützung — der Bahnen, also von den hindurchziehenden Reizen. Bindet man bei einem neugeborenen Kaninchen das eine Auge zu und läßt das andere offen, dann werden die Optikusfasern des letzteren viel schneller und kräftiger von Mark umscheidet als diejenige des geschlossenen Auges.

Es ist außerdem wahrscheinlich, daß die Ausscheidung der Marksubstanz aus den Primitivfibrillen eine Erhöhung der Reiz-Propagation mit sich führt. Versuche, die in dieser Richtung gemacht worden sind, weisen darauf hin, daß der Nerv vor der Ausscheidung der Markscheide schwer erregbar ist und schlecht leitet. In dieser Beziehung ist es auch interessant, daß die Reizstrom-Schnelligkeit in den praktisch marklosen Fila olfactiva des Hechtes nur 0,08—0,09 M. pro Sekunde ist (Nicolaï) während sie in dem Mark umscheideten Extremitätennerven des Menschen 60 M., bei Hund und Katze sogar 78 bei 120 M. betragen kann (Helmholtz, Münnich).

Nach Göthlin steht die Schnelligkeit der Nervenleitung sogar in einem direkten Zusammenhang zu der Dicke des Nervenmarkes, welches durch

sensiblen Wurzel, welches Stück anatomisch und ontogenetisch (es entwickelt sich später als der zentrale Prozeß) ein Dendrit ist.

Unter den Millionen Neuronen im Nervensystem ist dies die einzige Ausnahme, welche sicherlich einer Erklärung bedarf, die aber zur Zeit nicht unsre Schlußfolgerung bezüglich der zentralen Bahnen zu beeinträchtigen braucht. Die peripheren sensiblen Nervenfasern scheinen nicht das geeignetste Material zu sein die Fragen zu beleuchten. Vielmehr bedürfen sie selber Beleuchtung.

Außerdem beweist der Umstand, daß spinale Ganglienzellen, die zu dem sensiblen System der Haut gehören, teilweise auch ihre Reize von andern Neuronen (solchen des sympathischen Systems: Dogiel) empfangen, daß nervöse Ströme darin auch nach der Peripherie hinziehen können. (Siehe weiter Kapitel II.)

seine flüssigkristalline Natur im Stande sein soll zu den elektromotorischen Erscheinungen beizutragen. Wie dem auch sei, die *Ausscheidung* des Markes aus den Primitivfasern dürfte ebenso wichtig sein für die Förderung des Reizstromes, als die *Umscheidung* für die Isolierung desselben.

Um die Markabsonderung an der Peripherie des Axons zu erklären, muß ich daran erinnern, daß das Lezithin, welches den Hauptbestandteil der Markscheide bildet, unter den Verhältnissen wie sie im Körper vorliegen eine anodische Kataphorese aufweist (Höber).

Betreffs des Nervenmarkes selbst wurde dies experimentell nachgewiesen (Hermann), welcher die Konvektion desselben nach der Anode als „eine der gewaltigsten mikroskopischen Erscheinungen" bezeichnete, die er jemals sah, und dessen Befund von Ingvar und mir [1]) bestätigt wurde.

Wenn wir dies nun auf die Struktur des Axons in dem Zentralnervensystem anwenden, dürfen wir erwarten, daß der Nervenstrom, der im Neuron nach der Anode abfließt, die lipoïde Substanz hauptsächlich in dem Achsenzylinder verlagern wird [2]).

Weil aber — wie wir gesehen haben — von diesem Achsenzylinder ein Strom gleichen Charakters seitwärts irradiiert, wird das Mark notwendigerweise nach der Peripherie der Nervenfaser verlagert.

Daß der Zelleib und die Dendriten davon freiblieben, erklärt sich dann durch den anodotropschen Charakter des Myelins und die Tatsache, daß die Ausläufer der nicht polarisierten primitiven Ganglienzellen der Evertebraten (und des Sympathicus) kein Mark führen, ließe sich neben ihrer geringeren Entwicklung auf ihre wechslende Durchströmung zurückführen.

Die Schwierigkeit liegt daher nicht in der Beantwortung der Frage, warum nur Achsenzylinder Mark haben, und warum dieses Mark sich, nach der Peripherie verlagernd, sich scheidenartig um ihn herum anhäuft, sondern die größere Schwierigkeit liegt darin, zu erklären, warum das Mark dort bleibt, und warum es nicht weiter von der Peripherie des Achsenzylinders weggeschleudert wird.

Es ist möglich, daß dies im Anfang der Scheidenbildung wirklich vorkommt (dann sind bisweilen Gliazellen und namentlich Lymphozyten manchmal mit mark- oder fettartigen Körnchen versehen) aber daß, wenn

[1]) Wenn man einen Teil eines peripheren Nerven eines Frosches in einen konstanten Strom zwischen zwei Elektroden bringt, bemerkt man einen deutlichen Ausfluß des Nerveninhaltes, besonders Mark, an dem anodischen Ende des Nerven, wo es sich in Einrollungen anhäuft.

Bei Umkehrung des Stromes kann dieses Mark wieder von dem Nerven absorbiert werden. Das Mark fließt dann an der andern Seite, (die jetzt der Anode gegenüber liegt) heraus.

Die Neigung des Markes sich in die Richtung der Anode zu verlagern, steht durch dieses Experiment außer allem Zweifel. Die von uns benützten Elektroden waren Platinplättchen; die Stromstarke betrug etwa 0,8 mA.

[2]) Ob die von Cowdry erwähnte Eigentümlichkeit, daß die Mitochondrien der Zelle (ebenfalls eine fettartige Substanz) sich manchmal an dem Axonhügel anhäufen (siehe Fig 18) etwas damit zu machen hat, ist vorläufig nicht zu entscheiden.

seine Bildung reichlicher wird, das Mark durch seinen nicht leitenden Charakter sich dem anodischen Strom in den Weg stellt, die Irradiation desselben verhindert.

Möglicherweise wird auch die Scheidenbildung aus der Substanz der Primitivfibrillen verstärkt durch einen Myelinzuwachs von außen, indem eine anodale Induktion der Peripherie des Nerven zu einer Mark-Ablagerung aus der Umgebung Anlaß gibt.

Fig. 41. Sagittalschnitt durch den Epithalamus von Scyllium canicula. Lage der markhaltigen Fasern peripher von den marklosen Bündeln der Comm. superior telencephali.

In Verbindung damit möchte ich einen Umstand erwähnen, der mir manchmal bei dem Studium des Gehirnes niederer Tiere auffiel, wo häufig zu beobachten ist (z. B. in der Commissura superior habenulae der Plagiostomen (Fig. 41), daß die Markfasern der kreuzenden Bündel an der Peripherie der marklosen Fasern angeordnet sind.

Das Gleiche fiel mir oft in dem Fasciculus retroflexus auf, z. B. bei ARIUS.

Möglicherweise vergrößert sich in dieser Weise auch die Markscheide jeder einzelnen Faser durch Heranziehung fettartiger Produktion aus der Umgebung.

Hiermit habe ich kurz die Lehre der Neurobiotaxis angegeben.

Ich zweifle nicht, daß daran noch vieles fehlt.

Nur kann ich betonen daß in den zehn Jahren, welche seit der ersten Aufstellung ihrer Hauptlinien verflossen sind, immer mehr Daten gefunden wurden, sowohl von mir selber als von anderen, welche sie bestätigt und weiter ausgebaut haben; wie auch aus den folgenden Kapiteln hervorgeht.

LITTERATUR ZUM ERSTEN KAPITEL.

Achúcarro. Notas sobre la estructura y funciones de la neuroglia. Trabajos, Madrid, Tomo XI, 1914.

Achúcarro. Contribucion al estudio gliotectonico de la corteza cerebral. El asta de Ammon. Trabajos de laboratorio de Madrid, Tome XII, 1915.

Achúcarro. De l'évolution de la nevroglie et spécialement de ses rélations avec l'appareil vasculaire. Trabajos del laboratorio de Investigaciones de Madrid, Vol. XIII, 1915.

Agduhr. Bidrag till Kännedom om segmental nervanas motoriska innervations områden. Svenska Läk. Handl. Bnd. 42, 1916.

Agduhr. Träningen inverkan pa den morfologiska bilden ov det motoriska nervensystemet Hygiea, 1917.

Agduhr. Morphologischer Beweis der phurisegmentalen Innervation einzelner Muskelfasern bei Säugetieren. Anat. Anz. Bnd. 49 1916—1917.

Agduhr. Is the postembryonic growth of the nervous system due only to an increase in size or also to an increase in number of the Neurones? Proceedings Kon. Akademie v. Wetensch., Amsterdam, 1919.

Agduhr. Sympathetic innervation of the muscles of the limbs. A histo-experimental study. Verhandelingen der Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1919.

Aguerre. Untersuchungen über die menschliche Neuroglia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 56, 1900.

Alcock and Lynch. On the relation between the physical, chemical and electrical properties of the Nerves. Part. 4. Potassium, Chlorine and Potassiumchloride. Journal of Physiology Vol. 42, 1910.

Allen. Distribution of the Spinalnerves in Polistotrema etc. Journ. of Comp. Neur. Vol. 28 1917.

Ambronn und Held. Über Entwicklung und Bedeutung des Nervenmarks. Sitzungsberichte der Kön. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, 1895.

Antoni. Die Frage von einer neurofibrillären Kontinuität des Nervensystems der Wirbeltiere. Folia Neuro-biologica Bnd. II, 1909.

Apathy. Das leitende Element des Nervensystems. Mitt. a. d. Zool. Stat. in Neapel, Bnd. 12. 1897.

Apathy. Über Neurofibrilien. Proceedings of the Internat. Congress of Zoology Cambridge 1898.

Apathy. Bemerkungen zu den Ergebnissen Ramony Cajal's hinsichtlich der feineren Beschaffenheit des Nervensystems An. Anz. 1907.

Apathy. Der Vergleich der Neurofibrillen mit Protoplasmaströmen oder Protoplasmafaden. Folia Neuro-biologica Bnd. I, 1908.

Ariëns Kappers. Recherches sur le développement des gaînes dans le tube nerveux. Petrus Camper, Deel II, 1902.

Ariëns Kappers. Die phylogenetischen Verlagerungen der motorischen Oblongata-Kerne. Ihre Ursache und Bedeutung. Neur. Centr. Bl. 1907 und Rapport du Congrès international de Psychiatrie et de Neurologie. Amsterdam, 1907.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. Die Selectivität der Zellenwanderung. Die Bedeutung synchronischer Reizverwandtschaft, etc. Folia Neuro-biologica, Bnd. 1, 1908.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über die Verlagerungen der motorischen Oblongata-Kerne. Der Bau des autonomen Systems. Folia Neuro-biologica. Bnd. 1. 1908.

Ariëns Kappers. The structure of the autonomic nervous system compared with its functional activity, Journal (Englisch) of Physiology, Vol. 37, 1908.

Ariëns Kappers. Über die Bildung von Faserverbindungen auf Grund von simultanen und sukzessiven Reizen. Bericht des dritten Congresses für experimentelle Physiologie in Frankfurt a/Main, 1908.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. 2. Die phylogenetische Entwicklung des horizontalen Schenkels des Facialiswurzelknies. Folia Neuro-biologica, Bnd. 2, 1908.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis 3. Über den Einfluss der Neurone der Geschmackskerne auf den motorischen Facialis- und Glossopharyngeuskern und ihr Verhalten zur Radix descendens Nervi quinti". Folia Neuro-biologica, Bnd. 3, 1909.

Ariëns Kappers. Further contributions on Neurobiotaxis. 4. The migrations of the abducens nucleus and the concomitating changes of its root fibres". Psych. en Neur. Bl. 1910.

Ariëns Kappers. Further contributions on Neurobiotaxis. 5. „The migrations of the motor cells of the bulbar Trigeminus, Abducens and Facialis in the series of Vertebrates and the differences in the course of their rootfibers". Verhandelingen der Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, Tweede serie, Deel 16, Nr. 4, 1910.

Ariëns Kappers. Further contributions on Neurobiotaxis. 6. The migrations of the motor rootcells of the vagus group and the formation of the hypoglossus nucleus from the spino-occipital system. Psych. en Neur. Bl. 1911.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. 7. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neuro-biologica, Bnd. 6. Sommerergänzungsheft 1, 1912.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. 8. Über die motorische Facialis- und Glossopharyngeus-Wurzel bei niedern Vertebraten. Folia Neuro-biologica, Bnd. 9, 1912.

Ariëns Kappers. Phenomena of Neurobiotaxis in the Central nervous system. Section Anatomy and Embryology of the 17 International Congress of Medecine, London, 1913.

Ariëns Kappers. Further contributions on neurobiotaxis 9. An attempt to compare the phenomena of Neurobiotaxis with other phenomena of taxis and tropism. The dynamic polarisation of the neurone. Psych. en Neurol. Bladen, Amsterdam 1916 and Journal of Comp. Neur. Vol. 27, 1917.

Ariëns Kappers. Verschijnselen van Neurobiotaxis in het optische stelsel. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam 1917.

Ariëns Kappers. Versuch einer Erklärung des Verhaltens an der Synaps. Psychiatr. en Neurol. Bladen, Amsterdam, 1917.

Ariëns Kappers. The logetic character of growth. Journal of comparative Neurology 1919.

Ariëns Kappers. Phenomena of Neurobiotaxis as demonstrated by the motor-nuclei of the oblongata. Journ. of nervous and mental Disensis, 1919.

Ariëns Kappers. Die Bildung von Bogenfasern als primäre Reflexwege der vitalen (protopathischen) Empfindungen. Feestbundel Dr. Kerbert (in Bijdragen tot de Dierkunde uitgegeven door het Zoöl. Genootschap, Amsterdam) 1919.

Athias. Anatomia da Cellula nervosa. Lisboa, 1905.

Auerbach. L. Nervenendigung in den Centralorganen. Neur. Centr. Blatt. No. 10, 1898.

Auerbach. L. Extra-, sowie intracelluläre Netze nervöser Natur in den Centralorganen der Wirbeltiere. An. Anz. Bnd. 25, 1904.

Ayers. The origin and growth of braincells in the adult body. Journal of Comp. Neur. Vol. 16, 1896.

Bancroft. Note on the galvanotropic réaction of a medusa Polyorchis penicellata. Journal of Experimental Zoology. Vol. 1, 1904.

Bartelmez. Mauthner's cell and the nucleus motorius tegmenti. Journal of comparative Neurology. 1915.

Beccari. Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in pesci ed anfibi. Arch. Ital. Anat. e Embr. Vol. 6, p. 660, 1907.

Beccari. Contribution à l'étude des fonctions des cations Na, K et Ca dans le tissu musculaire. Archives italiennes de Biologie. Tome 63, 1917.

Behr. Über die Ernährung des Sehnerven in physiologischer Beziehung und als Ursache der Unheilbarkeit der tabetischen Sehnervenatrophie. Klinische Blätter für Augenheilkunde 1917.

Bergen. Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (Netzapparate, Saftkanälchen, Trophospongien) im Protoplasma verschiedener Zellarten. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. gesch. Bd. 64, 1904.

Bernard. Studies on the retina. Quarterly Journal of microscopical science 1903.

Bethe. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Bethe. Der heutige Stand der Neuronentheorie. Deutsche med. Wochenschrift, No. 33. 1904.

Bethe. Bemerkungen zur Zellkettentheorie. Anat. Anzeiger, Bnd. 28, 1906.

Bethe. Die Nervenregeneration und die Verheilung durchschnittener Nerven. Folia Neuro-biologica, Bnd. I, 1907.

Bethe. Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen. Folia Neurobiologica. Bnd. I, 1907.

Bielschowsky. Die histologische Frage der Neuronentheorie. Journal für Psych. und Neur. Bnd. 5, 1904.

Bielschowsky. Über sensible Nervenendigungen in der Haut zweier Insektivoren. Anat. Anz. Bnd. XXXI, 7, 8, 1907.

Biervliet (van). La substance chromophile pendant le cours du développement de la cellule nerveuse. Le Névraxe, Vol. 1, 1900.

Boeke. The structure of the light percepting cells, the neurofibrils of the ganglioncells and the innervation of the striated muscles in Amphioxus lanceolatus. Proceed. of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam Nov. 1902.

Boeke, On the structure of the nervecells in the central nervous system of Branchiostoma lanceolatum. 1st Communication. Proceed. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 1907. 2a Commun. Ibidem 1908.

Boeke and de Groot. Physiological regeneration of neurofibrillar endnets. Proc. of the Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam. XVI.

Boeke. Die motorische Endplatte bei den höheren Vertebraten, ihre Entwicklung, Form und Zusammenhang mit der Muskelfaser. Anat. Anzeiger, Bnd. 35, 1909.

Boeke. Über eine aus marklosen Fasern hervorgehende zweite Art von hypolemmalen Nervenendplatten bei den quergestreiften Muskelfasern der Vertebraten. Anat. Anz. Bnd. 35, 1910.

Boeke. Demonstration von Präparaten mit periterminalem Netzwerk und akzessorischen Fasern. Brüsseler Anat. Kongress. Ergänzungsheft zum 37. Bnd. des anat. Anz. 1910.

Boeke. Beiträge zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. Int. Monatschrift f. Anat. u. Physiol. Bnd. XXVIII, Heft. 10/12, 1911.

Boeke. Die doppelte (motorische und sympathische) efferente Innervation der quergestreiften Muskelfasern. An. Anz. Bnd. 44, 1913.

Boeke. On the termination of the efferent nerves in plain musclecells and its bearing on the sympathetic (accessory) innervation of the striated muscle fibers. Proceed. Kon. Akad. v. Wetensch. Vol. XVII, 1915.

Boeke. Studien zur Nervenregeneration I. Die Regeneration der motorischen Nervenelemente und der Nerven der Muskelspindel. Verh. der Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 1916.

Boeke. Studien zur Nervenregeneration II. Verhandel. der Kon. Akad. v. Wetensch. 2de Sectie. Deel XIX, N°. 5, 1917.

Boer, de. Die quergestreiften Muskeln erhalten ihre tonische Innervation mittels der Verbindungsäste des Sympathicus (thoracales autonomes System) Folia Neurobiologica Bnd. VII, 1913.

Boer, de. Ueber den Skeletmuskeltonus. 2te Mitteilung. Die tonische Innervation der quergestreiften Muskeln bei Warmblütern. Folia Neurobiologica Bnd. VII, 1913.

Bok. Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Folia Neurologica, Bnd. 9, 1915.

Bok. Stimulogeneous fibrillation the cause of the arrangements in the central nervous system. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1916.

Bok. The development of reflexes and reflextracts I, The reflexcircle. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1917.

Boll. Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Archiv f. Anat. und Phys. 1877.

Botezat. Die Nervenendigung an den Tasthaaren der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 50, 1897.

Botezat. Die fibrilläre Struktur von Nervenendapparaten in Hautgebilden. Anat. Anz. Bnd. XXX 13 u. 14, 1906.

Botezat. Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bnd. 84, 1906.

Botezat. Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Mundschleimhaut. Anat. Anz. Bd. XXXI 21, 22, 1907.

Botezat. Die sensiblen Apparate und die Geschmacksknospen der Vögel. Vers. d. deutschen Nat. u. Arzte, 1908.

Botezat. Fasern und Endplatten zweiter Art an den quergestreiften Muskeln der Vögel. Anat. Anz. Bnd. 35, 1910.

Botezat. Die Apparaten der Gefühlsinnes der nackten und behaarten Säugetierhaut mit Berücksichtigung des Menschen. Anat. Anzeiger Bnd. 42, 1912.

Braus. Die Entstehung der Nervenbahnen, Vogel, Leipzig, 1911.

Bremer. Über die Endigungen der markhaltigen und marklosen Fasern im quergestreiften Muskel. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 21, 1882.

Bremer. Über Muskelspindeln u. s. w. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. XXII, 1883.

Brücke, von. Neuere Anschauungen über den Muskeltonus. Deutsche medizinische Wochenschrift No. 5 und 6, 1918. (S. a. Berichte Nat. w. Verein Insbrück 1917, Bnd. 36.)

Bühler. Protoplasmastruktur in Vorderhirnzellen der Eidechse. Würzburg, 1895.

Bühler. Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Kön. Hof- und Univ.-Verlag, 1898.

Burrows. The growth of tissues of the chick embryo outside the animal body, with special reference to the Nervous System. Journal of Experimental Zoölogy, Vol. 10, No. 1, January 1911.

Caparelli und Polara. Über das Kontinuitätsverhältniß in den nervösen Zentren der vollständig ausgewachsenen Säugetiere. Anat. Anz. Bnd. 30, 1907.

Carlson and Braafladt. On the sensibility of the gastric mucosa. American Journal of Physiology, Vol. 36, 1914.

CARPENTER. The migration of medullary cells into the ventral roots of pigembryo's Anat. Anz. Bnd. 31, 1907

CARPENTER and CONEL. A study of ganglioncells in the sympathetic system with special reference to intrinsic sensory neurones. Journal of comparatieve Neurology, Vol. 24, 1914.

CARPENTER. Nervenendings of sensory type in the muscular coat of the stomach and small intestine. Journ. of Comp. Neurol. Vol. 29, 1918.

CASTRO, DE. Nota sobre la disposicion del aparato reticular de Golgi en los botones gustativos. Trabajos del Laboratorio de Madrid, Tomo XIV, 1916.

CATTANEO. Organes nerveux terminaux musculo-tendineux etc. Arch. ital. de Biol. 1888.

CECCHERELLI. Sulle piastre motrice e sulle fibrille ultraterminali nei muscoli della lingua di Rana esculenta. Monitore zoologico italiano Tomo 13, 1902.

CECCHERELLI. Contributo alla conoscenza delle espansioni nervose di senso del cavo orale e della lingua dell'uomo. Internat. monatschr. f. Anat. und Physiol. Bnd. XXV, 1908.

CHANDLER. On a lymphoid structure lying on the myelencephalon of Lepidosteus. Univ. of Californ. Publicat. Zool. 1911.

CHASE and RANSON. The structure of the roots, trunks and branches of the Vagus-nerve. Journ. of Comp. Neurology, Vol. 24, 1914.

COGGI. Sullo sviluppo del sistema nervoso periferico dei Vertebrati. Mon. Zool. ital. 1902.

COEHN und BARRAT. Über Galvano-taxis vom Standpunkt der physiologischen Chemie. Zeitschrift für allgemeine Physiologie, Vol. 5, 1905.

COWDRY. The development of the cytoplasmatic constituents of the nerve-cells in the chick. Mitochondria and neuro-fibrils. American Journal of Anatomy, Vol. 15, 1912.

COWDRY. The relations of mitochondria and other protoplasmatic constituents in Spinal ganglion-cells of the pigeon. Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiologie, Bnd. 29, 1913.

COWDRY. The comparative distribution of mitochondria in spinal ganglioncells of vertebrates. Amer. Journal of Anatomy Vol. 17, 1914.

COWDRY. The structure of chromophile cells of the nervous system. Contributions to Embryology. Carnegie Institution of Washington No. 11, 1916.

COWDRY. The general function and significance of mitochondria. American Journal of Anatomy, Vol. 19, 1916.

COX. Experimenteele bijdragen tot de pathologische histologie en physiologie der spinale Ganglienzellen. Psych. und Neurolog. Bladen 1898.

COX. De zelfstandigheid der zenuwfibrillen in het Neuron. Psych. en Neurolog. Bladen, Amsterdam, 1898.

CUSHING, WEED and WEGEFARTH. Studies on the cerebro-spinal fiuid. Journal of medical research 1914.

DA FANO. Osservazioni sulla fina struttura della Nevroglia. Ricerche del laboratorio di Roma etc., Vol. XII.

DEHLER. Beiträge zur Kenntnis vom feineren Bau der sympathischen Ganglienzelle des Frosches. Archiv. f. mikr. Anat. Bnd. 46, 1895.

DEINEKA. l'Influence de la temperature ambiente sur la regeneration des fibres nerveuses. Folia Neurobiologica Bnd. II, 1909.

DEWEY. A contribution to the study of the pathways of the cerebrospinal fluid and the chorioid plexus. Anatomical Record, Vol. 15, 1918.

DISSE. Ueber die erste Entwicklung des Riechnerven. Anat. Hefte Abt. I, Bnd. IX, 1897.

DOGIEL. Die Nervenendigungen im Meissnerschen Körperchen. I tern. Monatschr. f. Anat. u. Phys. Bnd. IX, 1892.

Dogiel. Die Nervenendigungen in der Haut der äußeren Genital-organe des Menschen, Arch. f. mikroskop. Anat. Bnd. 41, 1892.

Dogiel. Die Nervenendigungen in den Thränendrüsen der Säugetiere. Arch. f. med. An. 1893.

Dogiel. Die Struktur der Nervenzellen der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 46, 1895.

Dogiel. Zwei Arten sympathischer Nervenzellen. Anat. Anzeig. 1895.

Dogiel. Zur Frage über den feineren Bau des sympatischen Nervensystems bei den Säugetieren. Arch. f. mikroskop. Anat. Bnd. 46, 1895.

Dogiel. Zur Frage über den Bau der Herbstschen Körperchen und die Methylenblau-Fixierung nach Bethe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bnd. 66. 1897.

Dogiel. Über die Nervenendigungen in den Grandry'schen und Herbst'schen Körperchen in Zusammenhang mit der Frage der Neuronentheorie. Anat. Anzeiger. Bnd. 25, 1904.

Dogiel. Der fibrilläre Bau der Nervenendapparate in der Haut des Menschen und die Neuronentheorie, Anat. Anz. Bnd. 27, 1905.

Dogiel. Zur Frage über den fibrillären Bau der Sehnenspindeln oder der Golgi'schen Körperchen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 67, 1906.

Dogiel. Zur Frage über den Bau der Kapseln der Vater—Pacini'schen und Herbst'schen Körperschen etc. Folia Neurob. Bnd. IV.

Donaggio. Sur les appareils fibrillaires endocellulaires de conduction dans les centres nerveux des vertebrés supérieurs. Congrès international de Physiologie de Turin, 1901.

Donaggio. Su speciali apparati fibrillari in elementi cellulari nervosi di alcuni centri dell' acustico. Bibliographie anatomique Tome XII, 1903.

Donaggio. Il reticulo fibrillare endocellulare ed il cilindrasse della cellula nervosa dei vertebrati. Revista sperimentali di Freniatria Vol. 30, 1904.

Donaggio. Anatomia e fisiologia delle vie di conduzione endocellulari XII Congresso della società freniatrica italiana, Genova, 1904.

Donaggio. Effetti dell' azione combinata del digiano e del freddo sui centri nervosi dei mammiferi adulti; Revista sperim. die Freniatria Vol. 32, 1906.

Droogleever Fortuyn. Eenige beschouwingen over de evolutie van het zenuwstelsel. Handb. v. h. XVI Ned. Nat. en Geneesk. Congres, den Haag, 1917.

Ducesschi. Die Funktion der Ruffini'schen Körperchen. Folia Neurobiol. Bnd. VI, 1912.

Dusser de Barenne. Ueber die Innervation und den Tonus der quergestreiften Muskeln. Pflüger's Archiv, Bnd. 166, 1916.

Dustin. Le rôle des tropismes et de l'hodogenèse dans la régénération du système nerveux, Archives de Biologie, T. 25, 1910.

Eberth und Bunge. Die Nerven der Chromatophoren bei Fischen, Archiv f. mikr. Anat. Bnd. 46, 1895.

Engelmann. Über Bewegungen der Zapfen und des Pigmentes. Archiv f. d. gesammte Physiol. Bnd. 35, 1885.

Eurich. Contributions to the comparative anatomy of the Neuroglia. Journ. of Anat. and Phys. Bnd 32, 1898.

Fabritius. Versuch einer Psycho-physiologie des Gefühls. Monatsch. f. Psychiatrie Bnd. 28, 1910.

Findlay. The chorioid plexusses of the lateral ventricles of the brain, their histology, normal and pathological. Brain Vol. XXII, 1899.

Flemming. Über die Spinalganglionzellen der Säugetiere und Bemerkungen über die centralen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 46, 1895.

Forsmann. Zur Kenntniss des Neurotropismus. Ziegler's Beiträge, Bnd. 27, 1900.

Forster. Zur Kenntniss der Muskelspindeln. Virchow's Archiv, Bnd. 127, 1894.

Frommann. Zur Silberfärbung der Axencylinder, Virchow's Arch., Bnd. 31, 1864.
Galeotti. Studio morfologico e citologico della volta del diencefalo in alcuni vertebrati. Rivista di patologia nervosa e mentale, 1897.
Garten. Ein Deutungsversuch der Bewegungsvorgänge in der Netzhaut. Verhand. des VII[ten] Physiol. Congr. Heidelberg, 1907.
Gasiorowsky. Ueber den Einflusz des Cocains, der Durchschneidung des Nerven und mechanischer Reizung auf die Struktur der Grandry'schen Körperchen. Lemberg. 1901.
Gassner. Der Galvanotropismus der Wurzeln. Botanische Zeitung, 1906.
Gehuchten, Van Contribution à l'étude de l'innervation des poils. Anat. Anz. VII, 1892.
Gehuchten, Van L'état actuel de la doctrine des neurones. Ned. Tijdschr. v. Gen. Amsterdam 1905.
Gehuchten, Van Anatomie du système nerveux de l'homme. Uytspruyst éditeur, Louvain, 4[iéme] édition, 1907.
Gemelli. Sur la structure des plaques motrices chez les Reptiles. Le Névraxe Vol. VII, 1905.
Genderen Stort, v. Über Form- und Orts-veränderungen der Netzhaut etc. Arch. f. Ophth. Bnd. 33, 1887.
Goldmann. Die außere und innere Sekretion des gesunden und kranken Organismus in Lichte vitaler Färbung. Beiträge zur Klinischen Chirurgie, 1909 und 1912.
Goldmann. Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Plexus chorioidea und der Hirnhaut. Arch. f. Klin. Chirurgie, Bnd. 1913.
Goldmann. Vitalfärbung am Zentralnervensystem. Beitrag zur Physio-pathologie des Plexus chorioideus und der Hirnhäute. Abhandl. der Kön. Preuss. Akad. der Wissensch., Berlin, 1913.
Goldstein. Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Zentralnervensystem auf die embryonale Entwicklung und Regeneration. Archiv f. Entw. mechan. Bnd. XVIII.
Goldstein. Abhängigkeit der Muskulatur vom Zentralnervensystem während der Entwicklung. Arch. f. Entwicklunsmech. Bnd. XVIII.
Golgi. Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Riv. sperimentale di Freniatria. Vol. 8, 9 und 11; 1882, 1883 und 1885.
Golgi. La doctrine du Neurone. Conférence nobel faite à Stockholm. Dec. 1906.
Golgi. La doctrina del Neurone. Teoria e fatti. Archivia di Fisiologia. Vol. 4, 1907.
Göthlin. Relation entre le fonctionnement et la structure des éléments nerveux. Conférence faite devant la faculté de médecine d'Upsal, 1917. Upsala Läkare förenings Förhandlingar, Band. XIII, 1917.
Gourewitsch. Contribution à l'étude de la resistance du réseau fibaillaire des cellules nerveuses de la moelle épinière des lapins adultes. Rivista sperimentale di Freniatria Vol. 32, 1906.
Grabower. Über Nervenendungen im menschlichen Muskel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bnd. 60, 1902.
Grandry. Recherches sur la structure du cylindre-axe et des cellules nerveuses. Bulletin de l'Academie de Bruxelles, 2[ième] Série Vol. 28, 1868.
Grandry. Recherces sur les corpuscules de Pacini. Journal de l'Anat. et de la Physiol. 6[ieme] An. 1869.
Grandry. De la structure intime du cylindre de l'axe et des cellules nerveuses. Journal de l'Anatomie de la Physiologie, Vol. 6, 1869.
Greeley. Experiments on the physical structure of the protoplasm of Paramecium and its relation to the reactions of the organism to thermal, chemical and electrical stimuli. 1904. Vol. 7. Biological Bulletin of the Marine Laboratory Woodshall.

Gurewitsch. Zur Morphologie der fibrillären Apparates der Nervenzellen im normalen und pathologischen Zustande. Folia Neurobiologica Bnd. II, 1909.

Gurwitsch. Morphologie und Biologie der Zelle. Jena, Fischer, 1904.

Haggquist. Studien über die Tempertursinne der Haut des Menschen. Stockholm, 1915.

Haggquist. Histo-pathologische Untersuchungen über den Temperatursinn in der Haut des Menschen. Anat. Anzeiger Bnd. 45, 1913.

Haggquist. Von Zellen nervöser Art in der Epidermis des Menschen. Anat. Anzeiger Bnd. 47, 1914.

Halliburton. Biochemistry of nervous tissues. Folia Neurobiologica Bnd. I, 1918.

Hamaker. The nervous system of Nereis virens, Sars. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. 32, 1898.

Hamburger. Über den Einfluss der Athmung auf die Permeabilität der Blutkörperchen. Zeitschrift für Biologie, Bnd. 28, 1901.

Hamburger. Osmotischer Druck und Ionenlehre. Wiesbaden, Bergmann, 1904.

Hamburger und van Lier. Durchlässigkeit der roten Blutkörpernche für die Anionen von Natriumsalzen. Arch. f. Anat. und Physiologie. physiol. Abteilung, 1902.

Hamilton. The division of differentiated cells in the central nervous system of the white rat. Journal of Comp. Neur. Vol. XI, 1901.

Hardy. On tue Coagulation of Proteid by electricity. Journal of Physiology, Vol. 24, 1899.

Proceedings of the Royal Society, Vol 68, 1900.

Harrison. Über die Histogenese des periferen Nervensystems bei Salmo salar. Arch. f. mikr. Anat. 1901.

Harrison. The development of peripheral nervefibers in altered surroundings. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bnd. 30, 1910.

Harrisson. The outgrowth of the nervefiber as a mode of protoplasmatic movement. Journal of Experimental Zool. Vol. 9, 1910.

Harrison. The life of tissues outside the organism from the embryological standpoint. Congress of American Physicians and Surgeons, Washington May 6 and 7. Transactions Vol. IX, 1913.

Hatai. On the presence of the Centrosome in certain nervecells of the white rat. Journal of Comp. Neur. Vol. XI, 1901.

Hatai. On the mitosis in nervecells of the cerebellar cortex of foetal cats. Journ. of Comp. Neur. Vol. XI, 1901.

Head and Sherren. The consequences of injury to the peripheral Nerves in Man. Brain, Vol. 28, 1905.

Heidenhain. Plasma und Zelle, T. 11, 1911.

Held. Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. I, 1895, II, 1897.

Held. Untersuchungen über den feineren Bau des Gehörorgans der Wirbeltiere I zur Kenntnis des Corti'schen Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrints bei Säugetieren. Abhandl. der Kön. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Math. phys. Klasse, Bnd. 28, 1904.

Held. Über den Bau der Neuroglia und über die Wand der Lymphgefässe in Haut und Schleimhaut, Abhandl. der Kön. Sächs. Gesellsch. der wiss. Math. phys. Klasse, Bnd. 28, 1904.

Held. Zur weiteren Kenntnis der Nervenflüsse und zur Struktur der Sehzellen. Abhandl. der math. phys. Klasse der Kön. Sächs. Gesellschaft der Wiss. Bnd. 29, 1905.

Held. Zur Histogenese der Nervenleitung. Anat. Anzeiger, Bnd. 29, 1906.

Held. Kritische Bemerkungen zu der Verteidigung der Neuroblasten- und Neuronentheorie durch R. y Cajal. An. Anz. Bnd. 30, 1907.

HELD. Die Entwicklung des Nervengewebes bei dem Wirbeltieren. Barth. Leipzig, 1909.

HELD. Über die Neuroglia marginalis der menschlichen Großhirnrinde. Monatschr. f. Psych. 1909.

HENSEN. Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve, Virchow's Archiv Bnd. 31, 1864.

HENSEN. Ueber die Nerven im Schwanze der Froschlarve. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. IV, 1868.

HENSEN. Die Entwicklungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugetiere Kiel, 1903.

HERINGA. The intraprotoplasmatic position of the neurofibrils in the axon and in the endorgans. Proceedings of the Kon. Akad. van Wetenschappen, Deel 25, 1917.

HERINGA. Le développement des corpuscules de Grandry et de Herbst. Archives néerlandaises des Sc. exactes et naturelles. Série III B, tome III, 1917.

HERINGA. The sensory peripheral nervous system. Proceed. of the Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, Deel XXVI, 1918 (Febr.).

HERMANN. Eine physikalische Erscheinung am Nerven. Pflüger's Archiv Bnd. 67, 1897.

HERRICK. Introduction to Neurology. W. B. Saunders Company Philadelphia 1916.

HERTWIG. O. und R. Die Actinien, anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmußkelsystems, untersucht, Jenaïsche Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bnd. 13 und 14.

HERWERDEN, v. Über die Nuclease-Wirkung auf tierischen Zellen. Ein Beitrag zur Chromodienfrage. Archiv für Zellforschung, Bnd. 10, 1913.

HERWERDEN, v. Ueber die chemische Zusammensetzung der Nissl'schen Körner der Ganglienzellen, Berliner klin. Wochenschr. N°. 39, 1913.

HESSE. Über den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen eines Wirbeltieres. Zool. Jahrb. Supplement, Bnd. VII, 1904.

HIS, Sen. Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo, Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung, 1887 (siehe auch: Die Entwicklung des menschlichen Gehirns).

HIS, Sen. Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark, Leipzig, 1889.

HIS, Jun. Die Entwicklung des Herznervensystems bei den Wirbeltieren. Abhandlungen der Kön. Sächs. Akad. der Wissenschaften. Math. Phys. Klasse, Bnd. 23, 1893.

HOLMGREN. Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen bei Lophius piscatorius. An. Hefte, 1899.

HOLMGREN. Studien in der feinern Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte. Heft 47, 1900.

HOLMGREN. Über die Trophospongien centraler Nervenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1904.

HOLMGREN. Über die Trophospongien centraler Nervenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1904.

HOLMGREN. Beiträge zur Morphologie der Zelle II. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte, Bnd. 75, 1904.

HOLMGREN. Weitere Untersuchungen über die morphologisch nachweisbaren stofflichen Veränderungen der Muskelfasern. Kungl. Svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar. Bnd 49, No. 2, 1912.

HOLMGREN. Trophospongium und apparato reticulare der spinalen Ganglienzellen. Anat. Anz. Bnd. 46, No. 5/6, 1914.

HOLMGREN. Die Trophospongien spinaler Ganglienzellen. Archiv für Zoologie. Bnd. 9, No. 15, 1915.

HOOKER. The development and function of voluntary and cardiac muscle in embryos without nerves. Journal of experimental Zoology, Vol. 11, 1911.

Hooker. Studies on regeneration in the spinalcord I. Journal of comparative Neur. Vol. 25, 1915.

Hooker. Some results from reversing a portion of the spinalcord end-for-end in frog embryos. Anat. Record Vol. X, 1916.

Hooker. Studies on regeneration in the spinalcord II. Journal of comp. Neur. Vol. 27, 1917.

Huber. Studies on neuroglia. An Journal Anat. Vol. I, p. 45, 1901.

Huber. The morphology of the sympathetic system. Report XVIIth Int. Congress of Medicine. 1913, London.

Huber and de Witt. A contribution on the nerve terminations in neuro-tendinous end-organs. Journal of Comp. Neurol. Vol. 10, 1900.

Hworostochin. Zur Frage über den Bau des Plexus Chorioideus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 77, 1911.

Imamura. Beiträge zur Histologie des Plexus chorioideus des Menschen. Obersteiner's Arbeiten, Bnd. VIII, 1902.

Jäderholm. Endozelluläre Netze oder durchlaufende Fibrillen in den Ganglienzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 67, 1906.

Johnston. Additional notes on the cranial nerve components of Petromyzon. Journal of comp. Neur. Vol. 18, 1908.

Joris. Les voies conductrices neurofibrillaires. Journal de Neurologie. Tome 14, 1909.

Kallius. Untersuchungen über die Netzhaut der Säugetiere. Anat. Hefte, Merkel und Bonnet, 1894.

Kató. Zur Netzstruktur der Neurofibrillen. Folia Neurobiologica Bnd. III, 1910.

Key und Retzius. Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm, 1875.

Kleinenberg. Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtl. Untersuchung. Leipzig, 1872.

Kölliker. Ueber die Entwicklung der Nervenfasern. Verhandl. der Anat. Ges. Jena, 1904.

Kolmer. Über ein Strukturelement der Stäbchen und Zapfen der Frosch-Retina. Anat. Anz. Bnd. 25, 1904.

Kolmer. Über Kristalle in Ganglienzellen. Anat. Anzeiger, Bnd. 25, 1904.

Kolmer. Zur Kenntniße des Verhaltens der Neuro-fibrillen an der Peripherie. Anat. Anz. XXVII, 1905.

Kolmer. Zur Histologie der Augenhäute. Anat. Anz. Bnd. 47, 1914—1915.

Kolster. Über das Vorkommen von Zentral-Körpern in den Nervenzellen von Cottus scorpius. Anat. Anz. Bnd. XVII, 1900.

Kolster. Über Zentralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bnd. XVI, 1901.

Kooy. Concerning the extension of sarcoma piae matris. Psychiatrische en Neurolog. Bladen, Amsterdam, 1918.

Krebs. Die Nervenendigungen im Musculus stapedius mit besonderer Berücksichtigung der angewandten Technik. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bnd. 45, 1905.

Kreibich. Zur Anatomie des Tigroïds. Anat. Anzeiger, Bnd. 49, 1916—17.

Langerhans. Ueber die Nerven der menschlichen Haut. Virchow's Archiv. Bnd. 44, 1868.

Langley. On the Course and connections of the secretory fibres supplying the sweatglands of the feet of the cat. Journal of Physiology Vol. XII, 1891.

Langley. On the question of commissural fibres between nervecells having the same function and situated in the same sympathetic ganglion, and on the function of postganglionic nerve plexuses. Journ. of Physiology Vol. 31, 1904.

Langley. The autonomic nerves. Lecture read in the scientific sections of the Amsterdam University, 1905.

Langley and Anderson. The innervation of the peture and adjoining hiscera Journal of Physiology Vol. 29, 1895.

Langley and Anderson. Reflexaction from sympathetic ganglia. Journal of Physiol. Vol. XVI, 1894.

Langley and Magnus. Some observation of the movements of the intestine before and after degenerative section of the mesenteric nerves. Journal of Physiology. Vol. 33, 1905.

Lefébure. Sur les corpuscules de Wagner-Meissner on corpuscules de tact. Revue generale d'histologie. 1909.

Legendre. Sur divers aspects de neurofibrillen intracellulaires obtena par la methode de Bielschowsky Anat. Anz. Bnd. 29, 1906.

Lenhossek, v. Zur Kenntnis der Neuroglia des menschl. Rückenmarks. Anat. Gesellschaft. 1891.

Lenhossek, v. Centrosom und Sphäre in den Spinalganglionzellen des Frosches, Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 46, 1895.

Lenhossek, v. Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen 1895 (2te Aufl.).

Lenhossek, v. Bemerkungen über den Bau der Spinalganglienzellen. Neurologisches Zentrallblatt, 1898.

Lenhossek, v. Das Nervensystem. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1898.

Lenhossek, v. Über die physiologische Bedeutung der Neurofibrillen. Anat. Anzeiger Bnd. 36, 1910.

Leontowitch. Die Innervation der Menschlichen Haut. Internat. Monatschrift f. Anat. und. Physiologie, Bnd. XVIII, 1901.

Levi, G. I gangli cerebro-spinali, Studi di Istologia comparata e di Istogenesi. Arch. Ital. di Anat. e di Embrologia, 1908.

Levi, G. Contributo alla fisiologia della cellula nervosa. Rivista di Patologia nervosa e ment. Vol. I.

Levi, G. Sull' origine delle reti nervose nelle colture de tessui. Reale Acc. de lincei Serie V, Fasc. IX, 1916.

Levi, G. Connessioni e struttura degli elementi nervosi sviluppati fuori dell' organismo. Reale Accad. dei Lincei. Serie V, Vol. XII, Fasc. IV, 1917.

Lewis. Studies on the central and peripheral nervous system of two polychaete Annelids. Proceed. of the American Academy of Arts and Sciences, Vol. 38, 1898.

Lewis. The cultivation of sympathetic nerves from the intestine of chic embryos in saline solution. Anat. Record. Vol. VI, 1911.

Lewy. Beitrag zur Kenntnis der Lymphwege des Gehirns. Arch. f. Anatomie, 1914.

Loeb. Zur Theorie des Galvano-Tropismus. 3. Über die polare Erregung der Hautdrüssen von Amblystoma durch den konstanten Strom. Pflüger's Arch. Bnd. 65, 1897.

Loeb. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Joh. Ambros, Barth. Leipzig, 1906.

Loeb und Budget. Zur Theorie des Galvano-Tropismus. 4. Mitteilung über die Ausscheidung electro-positiver Ionen an den äusseren Anodenfläche protoplasmatischer Gebilde als Ursache der Abweichungen vom Pflügerschen Erregungsgesetz. Pflüger's Archiv. Bnd. 65. 1897.

Loeb und Gerry. Zur Theorie des Galvano-Trospismus. 2. Versuche an Wirbeltieren. Pflügers Archiv, Bnd. 65, 1897.

Loeb und Maxwel. Zur Theorie des Galvano-Tropismus, Pflüger's Archiv. Bnd. 63. 1896.

Loeper. Sur quelques points de l'histologie normale et pathologique des plexus chorioides de l'homme. Archives de med. experim. Tome XVI, 1904.

London. Zur Lehre von dem feineren Bau des Nervensystems. Archiv f. mikroskopische Anatomie, 1905.

London und Pesker. Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems bei Säugetieren (weiszen Mäusen). Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 67, 1906.

Lugaro. Allgemeine pathologische Anatomie der Neuroglia. Handbuch v. Flatau, Jacobson, Minor, 1904.

Lugaro. Sul neurotropismo e sui trapianti dei nervi. Revista di patologia nervosa e mentale. Vol. 9, 1906.

Lugaro. Una prova dell'esistenza delle neurofibrille nel vivente. Rivista di Patologia nervosa e mentale. Anno XIV, fasc. 1, 1909.

Luschka. Die Adergeflechte des menschlichen Gehirns, Berlin, 1855.

Macallum. On the distribution of Potassium in animal and vegetable cells. Journal of Physiologie. Vol. 32, 1905.

Macallum. Surface tension and vital phenomena. Toronto-University Studies: Physiological Series, 1912.

Macallum and Menten. Distribution of Chlorides in nervecells and fibres. Proceedings of the Royal Society. Vol. 76, B. 1905.

Maccabruni. Zur feineren Struktur der Nervenfasern. Folia Neurobiologica. Bnd. VI, 1912.

Macclure. On the presence of centrosome and attraction spheres in the ganglion cells of Helix pomatia. Princeton-College. Bulletin, 1896.

Macdonald. The injury current of Nerves: The key to its physical structure. Report of Thomson-Yates Laboratory. Vol. 4, 1902.

Macdonald. The structure and function of Nerve-fibres. Proceedings of the Royal Society. Vol. 76 B. 1905.

Mann. Histological changes induced in sympathetic, motor and sensory cells by functional activity. Journal of Anat. and Physiology, Vol. 29, 1894. s. a. Scottisch microscopical Society, 18 May, 1894.

Mansfeld. Untersuchungen über den chemischen Muskeltonus (zwei Mitteilungen). Pflüger's Archiv Bnd. 161, 1915.

Marcora. Ueber die Histogenese des Zentralnervensystems mit besonderer Rücksicht auf die innere Struktur der Nervenelemente. Folia Neurobiologica. Bnd. V, 1911.

Marinesco. Du rôle de la névroglie. Revue neurologique, 1900.

Marinesco. Sur la structure colloïdale des Cellules nerveuses et ses variations à l'état normal et pathologique. 3e Congrés intern. de Neur. et de Psych. Août 1913.

Martynoff. Nervenendapparate in der Brustwarze der Frau und von Säugetierweibchen. Folia Neurobiologica Bnd. VIII, 1914.

Mawas. Nôte sur la structure et la signification glandulaire probable des cellules neurogliques du système nerveux des vertébrés. Soc. de Biologie de Paris Tome 69, 1910.

Merkel. Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock, 1880.

Merzbacher. Gibt es präformierte perizelluläre Lymphräume, Neur. Centralblatt 1909.

Meyer. (A.) Critical Review of the Data and general Methods and Deductions in modern Neurology. Journ. of Comp. N. 1898.

Meyer (H.) und Ransom. Untersuchungen über den Tetanus. Arch. f. experim. Pathol. und Pharm., Bnd. 49, 1913.

Michailow. Die Neurofibrillen der symphathischen Ganglionzellen bei Säugetieren. Folia Neurobiologica Bnd. I, 1908.

Michailow. Die Structur der typischen Vater-Pacinischen Körperchen und ihre physiologische Bedeutung. Folia Neurobiologica Bnd. II, 1909.

Michailow. Experimentelle Untersuchung über die Verbindung des peripheren

sensiblen Neurons mit dem sympathischen Nervensystem. Folia Neurobiologica Bnd. III, 1910.

Misch. Das Binnennetz der spinalen Ganglienzellen bei verschiedenen Wirbeltieren. Int. Mon.schr. f. Anat. u. Phys. Bnd. 20. 1903.

Mönckeberg. und Bethe. Die Degeneration der markhaltigen Nervenfasern etc. Arch. f. mikr. Anatomie, Bnd. 54, 1899.

Mott. The cerebro-spinal fluid. Lancet, 1910.

Müller-Hetlingen. Über die galvanischen Erscheinungen am keimenden Samen. Pflüger's Archiv Bnd. 31, 1883.

Müller, E. Studien über Neuroglia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 55, 1899. Müller.

Nageotte. Etude sur la greffe des Ganglions rachidiens. Anat. Anz. Bnd. 31, 1907.

Nageotte. Granulations lipoïdes du tissu nerveux. Société de Biologie, Tome 66, 1909.

Nageotte. Mitochondries et grains spumeux dans les cellules nerveuses. Société de Biologie, Tome 67, 1909.

Nageotte. Phénomènes de sécrétion dans le protoplasme des cellules neurogliques de la substance grise. Société de biologie de Paris, Tome 68, 1910.

Nageotte. Incisures de Schmidt-Lanterman et protoplasma des cellules de Schwann. Société de Biologie, Tome 68, 1910.

Nageotte. Bemerkungen über den tatsächlichen Bau und die künstlich hervorgerufenen Deformationen der markhaltigen Nervenfaser. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 77, 1911.

Nageotte. Quelques considerations sur la fibre nerveuse à myéline à propos du travail de F. Maccabruni. Folia Neurobiologica. Bnd. VII, 1913.

Nageotte. Notes sur les fibres à myeline et sur les etranglements de Rantier chez certains Crustacées. Soc. de Biologie Tome 79, 1916.

Nemiloff. Beobachtungen über die Nervenelemente bei Ganoiden und Knochenfischen. Teil 1: Der Bau der Nervenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-gesch, Bnd. 72, 1908.

Nicholson, Norman Clive. Morphological and microchemical variations of the mitochondria in the cells of the central nervous system, Amer. Journal of Anat. Vol. 19, 1917.

Nicolaï. Ueber die Leitungsgeschwindigkeit von Riechnerven des Hechtes. Pflüger's Archiv, Bnd. 85, 1901.

Nissl. Die Neuronenlehre und ihre Anhänger. Fischer, Jena 1903.

Nussbaum. Über den sog. innern Golgi'schen Netzapparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien, Chromidien und anderen Zellstrukturen in Tierreich. Sammelref. Arch. f. Zellforschung, Bnd. 10, Heft 3, 1913.

Obersteiner. Zur Histologie der Gliazellen in der Molekularschicht der Grosshirnrinde. Obersteiner's Arbeiten, Bnd. 7, 1900.

Obersteiner. Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane. 5te Auflage. 1912.

Obersteiner. Bemerkungen zur Bedeutung der wechselnden Grösse von Nervenzellen Catania. 1913.

Oudendal. Über den Zusammenhang der Ausläufer der Korbzellen mit den Zelleln von Purkinje in der Rinde des Kleinhirns. Psych. en Neur. Bladen. Amst., 1912.

Pacini. Nuovi organi scoperti nel corpo umano. Pistoja 1840.

Paladino. Della continuazione del nevroglio nel scheletro mielinico delle fibre nervose. Accad. science naturali di Napoli, 1892.

Parker. The origin and significance of the primitive nervous system. Proceed. of the American philosophical Society Vol. 50, 1911.

Pellizzi. Sulla structura e sull'origine delle granulazioni ependimali. Riv. sperim. di Freniatria, Bnd. XXII, 1896.

Pellizzi. Experimentelle histologische Untersuchungen über die Plexus chorioideï (Adergeflechte). Folia Neurobiologica. Bnd. V, 1911.

Perroncito. Etudes ultérieures sur la terminaison des nerfs dans les muscles à fibres striées. Archives italiennes de Biol. Tome 381, 1902.

Pettit et Gérard. Sur la morphologie des plexus chorioides du système nerveux central. Compt. rendus hebd. de la société de biol. de Paris. Tome 54, 1902. s. a. Archives d'Anatomie microscopique 1902.

Ploschko (mitgeteilt v. Arnstein). Die Nervenendigungen und Ganglien der Respirationsorgane, Anat, Anzeiger, Bnd. 18, 1897.

Ponzio. Le terminazioni nervose nel polmone. Anat. Anzeiger, Bnd. 28, 1906.

Prenant. Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1911.

Prentis. The nervous structures of the palate of the frog. The peripheral networks and the nature of thier cells and fibers. Journ. of Comp. Neurol. Vol. XIV, 1904.

Rabl. Über die Prinzipien der Histologie. Verhandlungen der anat. Gesellschaft, Berlin, 1889.

Raffaele. Per la genesi dei Nervi de Catene cellulari, An. Anz. Bnd. 18, 1900.

Ramon y Cajal. Sur la structure de l'écorce cerebrale. La Cellule, Tome VII, 1891.

Ramon y Cajal. La rétine des vertébrés. La Cellule, T. 9, 1892.

Ramon y Cajal. Textura del sistema nervioso del hombre de los vertebrados. Tomo 1. Madrid, 1900.

Ramon y Cajal. Genesis de los fibros nerviosos en el embrion y observaciones contrarios a la teoria catenaria. Trabajos del laboratorio de Madrid, Tomo IV, 1905.

Ramon y Cajal. Structure et connections des Neurones. Conf. Nobel faite à Stockholm. Déc. 1906.

Ramon y Cajal. Nouvelles observations sur l'évolution des neuroblastes avec quelques remarques sur l'hypothèse neuro-génétique de Hensen—Held. Trabajos u.s.w. 1907.

Ramon y Cajal. Die Regeneration der Nervenfasern. Joh. Ambr. Barth. Leipzig (ursprünglich im Spanischen); Trabajos etc. t. 4, 1908.

Ramon y Cajal. Influencia de las condiciones mecanicas sobre là regeneracion de los nervios. Sociedad espanola de Biologia, Boletino, 1908.

Ramon y Cajal. „Algunas observaciones favorables à la teoria neurotropica". Trabajos t. 8, 1908.

Ramon y Cajal. Contribucions al conoscimiento de la neuroglia del cerebro humano, Trabajos del laboratorio de Madrid Tomo XI, 1913.

Ramon y Cajal. Algunas variaciones fisiologicas del apparato reticolar di Golgi. Trabajos u. s. w. 1915.

Ranson. The structure of the spinal ganglia and spinal nerves. Journ. of Comp. Neur. Vol. 22, 1912.

Ranson. Unmyelinated nerve-fibres as conductors of protopathic sensation. Brain, Vol. 38, 1915.

Ranson and Billingsley. The superior cervical ganglion and the cervical portion of the sympathetic trunk. Journal of Compar. Neurology Vol. 29, 1918.

Rauber. Vater'sche Körper der Bänder und Periostnerven etc. Inaugural Dissertation.

Retzius. Die sensiblen Nervenendigungen in der Haut von Petromyzon. Abhandl. des biologischen Vereins in Stockholm, 1892.

Retzius. Das Nervensystem der Lumbricinen. Biologische Forschungen Bnd. III, 1892.

Retzius. Weiteres über die Endigungsweise des Gehörnerven. Biologische Untersuchungen. N. F. Bnd. V, 1893.

Retzius. Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugetieren. Biologische Untersuchungen N. F. Bnd. V, 1893 und Bnd. VI, 1894.

Retzius. Studien über Ependym und Glia. Biologische Forschungen. N. F., Bnd. V, Stockholm, 1893. Siehe auch Bnd. VI, 1894 und Bnd. XI, 1904.

Retzius. Zur Kenntnis vom Bau der Selachierretina. Biol. Unters. Bnd. 12, 1905.

Retzius. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm und Jena.

Retzius. The principles of the minute structure of the nervous system as revealed by recent Investigations. Proc. Royal Soc. Vol. 80, 1908.

Rio Hortega, del. Estudios sobre el centrosoma de las celulas nerviosas y neuroglicas de los vertebrados en sus formas normal y anormales. Trabajos del Laboratorio de Madrid, Tome XIV, 1916.

Ritter. Zur Histologie der Zapfen der Fischretina. Intern. Monatschr. f. Anat. und Physiol., Bnd. V, 1891.

Riva. Lesioni del retico lo neurofibrillare della cellula nervosa nell'inanizione sperimentale studiate con i metodi di Donaggio. Revista speriment di Freniatria Vol. 31, 1905. Dito, seconda nota Ibidem Vol. 32. 1906.

Rivnrs and Head. A human experiment in Nervedivision, Brain Vol. 31, 1908.

Rohde. Die Entstehung des Nervensystems aus einem vielkernigen Plasmodium u. s. w. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bnd. 116, 1916.

Rossi, O. Processi regenerativi etc. Rivista di patologia nervoso e mentale. Vol. XIII, 1908.

Rossi, U. Per la regenerazione dei neuroni, Trabajos del labor. de Madrid t. 6, 1, 1908.

Rothert. Die neuen Untersuchungen über den Galvanotropismus der Pflanzenwurzeln. Zeitschr. für allgemeine Physiologie, Bnd. 7, 1907.

Ruffini. Sur les expansions nerveuses de la peau. Revue générale d'Histologie. Tome 1, Fasc. 3, 1905.

Sanchez. Recherches sur le réseau endocellulaire de Golgi dans les cellules de l'écorce du cervelet. Trabajos del Laboratorio de Madrid, Tome XIV, 1916.

Schaffer. Über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglion- und Knorpel-Zellen. Sitzungsberichte der Akademie der Wiss. in Wien, Math. nat. Klasse, 1896.

Schaper. Die frühesten Differenzierungsvorgange im Zentralnervensystem. Kritische Studie und versuch einer Geschichte der Entwicklung nervöser Substanz. Archiv. f. Entwickl. Mech. Bnd. V.

Schaper. Experimentelle Studien an Amphibienlarven Mitt. I Haben künstlich angelegte Defekte des Zentralnervensystems oder die vollständige Elemination derselben eine nachweisbaren Einflusz auf die Entwicklung der Gesammtorganismus junger Froschlarven. Arch. f. Entwickl. Mechanik. Bnd. VI.

Schellenberg. Untersuchungen über den Einflus der Salze auf die Wachstumsrichtung der Wurzeln, zunächst an der Erbsenwurzel. Flora, Vol. 96, 1906.

Schiefferdecker. Über das Verhalten der Fibrillen des Achsencylinders an den Ranvierschen Einschnürungen der markhaltigen Nervenfasern. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 67, 1906.

Schläpfer. Über den Bau und die Funktion der Epithelzellen des Plexus chorioideus. Beiträge zur pathol. Anat. Supplem. Bnd. No. 7. 1905.

Schneider. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Fischer Jena 1902.

Schnopfhagen. Das Ependym der Ventrikel und die an ihm bemerkbaren Granulationen. Jahrbuch f. Psychiatrie, Bnd. III, 1882.

Schultze. Beiträge zur Histogenese des Nervensystems. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 66, 1905.

Scott. On the structure, microchemistry and development of nervecells with special reference to nucleine compounds. Transactions of the Canadian Institute. Vol. VI, part. 142, 1899.

Sfameni. Di una particolare reticella amielinica esistente di corpusculi di Grandry. Archiv. ital. di biologia, 1900. (s. a. Archivio di Fisiologia, Tomo I, 1904).

Sfameni. Sal modo di terminare dei nervi nei genitali esterni della femina etc. Monit. Zool. italiano Tomo XIII 1902.

Sherrington. The integrative action of the nervous system. London, 1906.

Sihler. Über Muskelspindeln und intramuskuläre Nervenendigungen bei Schlangen und Froschen. Arch. f. mikr, Anat. Bnd. 46, 1895.

Sjövall. Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte, Heft 91. 1905.

Smallwood and Rogers. Studies on nerve-cells Folia Neurobiologica Bnd. III, 1910.

Spielmeyer. Zur Regeneration peripherer Nerven. Zeitschrift f. d. gesammte Neur. und Psych. Bnd. 36, 1917.

Stefanelli. Nuovo contributo alla conoscenza delle espansioni sensitivi dei Rettili e considerazioni sulla tessitura del sistema nervoso periferico. International Monatschr. f. Anat. und Phys., Bnd. 32, 1916.

Stefanelli. Sui disposizioni microscopiche della sensibilita cutanea etc. dei Rettilli. Int. Monatschr. Bnd., 32, 1916.

Strasser. Alte und neue Probleme der Entwicklungsgeschichte. Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bnd. 1, 1892.

Strongman. A preliminary experimental study on the relation between mitochondria and discharge of nervous activity. Anat. Record Vol. 12, 1917.

Sundwall. The chorioid plexus with special reference to interstitial granular cells. Anatom. Record; Vol. XII, 1917.

Tello. Terminaciones en los musculos estriados. Trabaj. del Lab. Investig. biol. de Madrid. Tome IV, 1905.

Tello. Dégénération et régénération des plaques motrices après la section des nerfs. Trabaj. del Lab. de Invest. biol. de Madrid, Tome V, 1907.

Tello. Genesis de las terminacions nerviosas motrices y sensitivas. I En el sistema locomotor de los vertebrados superiores. Histogenesis muscular. Trabajos de Madrid. Tome XV, 1917.

Thanhoffer. Über die Nervenendigung der quergestreiften Muskelfasern und über Re- und Degeneration derselben in der quergestreiften Muskelfaser. An. Anzeiger, Bnd. VII, 1892.

Tretjakoff. Zur Frage der Nerven der Haut. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bnd. 71, 1902,

Tretjakoff. Das Nervensystem von Ammocoetes 1. das Rückenmark. Arch. f. mikr. Anat., Bnd. 73, 1908.

Tretjakoff. Das Nervensystem von Ammocoetes 2. Das Gehirn. Arch. f. mikr. Anat., Bnd. 75, 1909.

Van de Velde. Die fibrilläre Struktur der Nervenendorgane. Diss. Utrecht, 1909. Internat. Monatschr. f. Anat. und Phys. Bnd. 26, 1909.

Vater. Dissertatio de consensu partium corporis humani. Vitemburgae, 1741.

Veratti. Su alcune particolarità di struttura dei centri acustici nei mammiferi. Pavia 1900.

Verworn. Die polare Erregung durch den galvanischen Strom. Pflüger's Archiv, Bnd. 45, 1889 und Bnd. 46, 1890.

Verworn. Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz. 3. Mitteilung. Pflüger's Archiv, Bnd. 62, 1896.

Verworn. Die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den konstanten Strom. 4. Mitteilung. Pflüger's Archiv Bnd. 65, 1897.

Verworn. Die Vorgänge in den Elementen des Nervensystems. Referat. XV. Internat. Mediz. Congress, Lissabon 1906. Zeitschrift f. allgem. Phys. 1906.

Verworn. Bemerkungen zum heutigen Stand der Neuronenlehre. Medizinische Klinik 1908. No. 4.

Vignal. Le développement des éléments nerveux cerebro-spinal. Masson, Paris, 1889.

VITALI. Contributo allo studio istologico dell' unghia. Le espansioni nervose del derma sottoungheale dell'uomo. Internat. Monatschr. f. Anat. und Physiol. Bnd. 31, 1915.

WALDEYER. Über einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Deutsche med. Wochenschr. Bnd. 17, 1891.

WEIGERT. Beiträge zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia. Abhandl. der Senckenbergischen Naturf. Gesellschaft in Frankfurt a/M. 1895.

WINKLER—JUNIUS. The development of the protoplasm in the reactive neurogliacell. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam 1917.

WINKLER—JUNIUS. Neurogliaveranderingen bij carcinoom metastasen in de hersenschors. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1918.

WINKLER—JUNIUS. Het epicerebrale, perivasculaire lymphstelsel van HIS ten opzichte van de marginale en perivasculaire neuroglia. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1919.

WINTREBERT. Sur l'existence d'une irritabilité excitomotrice primitive independante des voies nerveuses chez les embryons ciliés des Batraciens. Comptes rendus de la société de biologie de Paris. Tome 57, 1904.

WLASSAK. Die Herkunft des Myelins. Ein Beitrag zur Physiologie des nervösen Stützgewebes. Arch. f. Entwickl. Mechanik, Bnd. VI, 1898.

WOLFF. Die Kontinuität des perifibrillären Neuroplasma (Hyoloplasma Leydig—Nansen). Anat. Anzeiger. Bnd. 33, 1903.

WREDEN. Die Nervenendungen in der harten Hirnhaut des Rückenmarkes von Säugetieren. Arch. f. mikrosk. Anat., Bnd. 66, 1905.

YOSHIMURA. Das histochemische Verhalten des menschlichen Plexus chorioideus. Arbeiten aus Neurol. Instit. der Univ. Wien, 1910.

ZWEITES KAPITEL.

DIE VERGLEICHENDE ANATOMIE DES RÜCKENMARKES.

In den folgenden Seiten werde ich eine Übersicht geben von dem Bau des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.

Ich werde dabei nicht das Nervensystem als Ganzes seriatim behandeln, weil hierdurch die Übersicht über die progressiven Veränderungen, welche die einzelnen Abschnitte davon in der Tierreihe aufweisen, nicht genügend klar wird.

Damit die Unterschiede — andererseits auch die Übereinstimmungen in den Aufbauprinzipien — der einzelnen Teile deutlich dargestellt werden, habe ich meinen Stoff so eingeteilt, daß ich von jedem Abschnitte des Zentralnervensystems Gehirns eine vergleichende Besprechung gebe.

Diese Abschnitte sind so gewählt, daß die Vergleichung übersichtlich ist und sich eignet, einen Einblick in ihre progressive Entwicklung zu geben.

Ich habe dabei angefangen mit dem Rückenmark, weil dies der einzige Abschnitt ist, welcher in der Zufuhr seiner sensiblen und in der Abgabe seiner effektorischen Reize (Wurzeln) eine gewiße Segmentierung bewahrt.

Außerdem behält es bei den meisten Tieren eine große Selbständigkeit den übrigen Abschnitten des Zentral-Nervensystems gegenüber, und modifiziert es sich auch nicht in dem Maße wie jene. Auch deshalb ist es notwendig, zuerst das Rückenmark zu behandeln, weil manche Bahnen, welche dort entstehen, zum Aufbau der übrigen Abschnitte beitragen und gewisse Eigentümlichkeiten in der Weiterentwicklung anderer Teile (Kleinhirn, Thalamus) bedingen.

Bereits bei den niedrigsten Wirbeltieren — bei denen das „Gehirn" kaum entwickelt ist — ist das Rückenmark, mit seinen prinzipiellen Konstituenten vorhanden.

Sogar soll nach Gegenbaur bei den Larven von gewissen wirbel-

losen Tieren (Aszidien) ein Teil des Nervensystems in vielen Hinsichten dem Rückenmark entsprechen, indem sich dort in dem Ektoderm eine dorso-mediale Falte entwickelt, welche mit der Medullarfalte der Wirbeltiere verglichen werden kann, die aber in ihrer Entwicklung auf einer so niedrigen Stufe stehen bleibt, wie man sie bei den Embryonen der Säugetiere nur in der ersten Zeit nach der Befruchtung antrifft.

Der dorsale Teil des Ektoderms verdickt sich bei diesen Wirbellosen und sinkt in die Tiefe, während seine Ränder emporgehoben werden.

Hierdurch entsteht in die Tiefe eine Röhre von Ektoderm, deren hinterer Teil sich schließt, ja sogar größtenteils obliteriert, während der vordere Abschnitt eine mit einem ziemlich weiten Ventrikel versehene Blase bleibt, die mittels eines „Neuroporus" mit der Außenwelt kommuniziert. Dieser Abschnitt wird dann als ein primitives Homologon des Gehirns betrachtet, während der hintere Abschnitt — der sogar nach einigen Autoren bei den Appendikularien metamere Nervenfasern abgeben soll, dem Rückenmarke homologisiert wird.

Inzwischen sind diese Punkte noch manchen Kontroversen unterworfen. Ich werde mich denn auch bei dem Bau des Nervensystems der Wirbellosen nicht aufhalten und verweise bezüglich der Versuche, das Vertebraten-Nervensystem von dem der Evertebraten abzuleiten auf Gaskell, Dohrn, Delsman u. A.

Das Rückenmark von Amphioxus.

Mich auf mein eigenes Gebiet beschränkend, beginne ich mit der Beschreibung des Rückenmarkes von Amphioxus, welches sich ebenfalls aus einer rinnenförmigen Einstülpung des dorsalen Ektoderms bildet.

Eine kurze Übersicht über das ganze Zentralnervensystem dieses teils primitiven, teils regressiv veränderten Tieres möge vorangehen.

Auch bei Amphioxus findet man die Bildung des Zentralnervensystems aus einer ektodermalen, sog. Medullarfalte, die in die Tiefe versinkt.

Das Schließen dieser Falte geschieht von hinten nach vorn und auch hier bleibt an der Vorderseite längere Zeit eine Verbindung mit dem Ektoderm an der Stelle des „Neuroporus" bestehen.

In dem so entstandenen Zentral-Nervensystem kann man einen vordern Teil, mit einem weiteren Hohlraum (Fig. 42) unterscheiden von einem hintern Teil, dessen Lumen sich sehr verengt und spaltförmig ist.

Der erste Teil wird als *Urhirn* (*Archencephalon;* Kupffer), der zweite gewöhnlich als *Rückenmark* bezeichnet.

Der Ventrikel des Gehirns korrespondiert mittels des Neuroporus, mit einer trichterförmigen Kopfgrube, der Riechgrube Kölliker's, woraus ein unpaariger Riechnerv hervorgeht (komplette Monorrhinie [1]). Hiervon durch

[1]) Ich unterscheide die komplette Monorrhinie mit nur einer Riechgrube und einem Riechnerven von der inkompletten Monorrhinie, bei der eine Riechgrube mit zwei Nerven vorliegt (wie bei den Zyklostomen; siehe Kap. IX).

einen Pigmentfleck getrennt, tritt ventral der paarige Nervus terminalis ein (Nervus apicis von VAN WIJHE; Nerv. septalis I, Aut., N. term. Fig. 42).

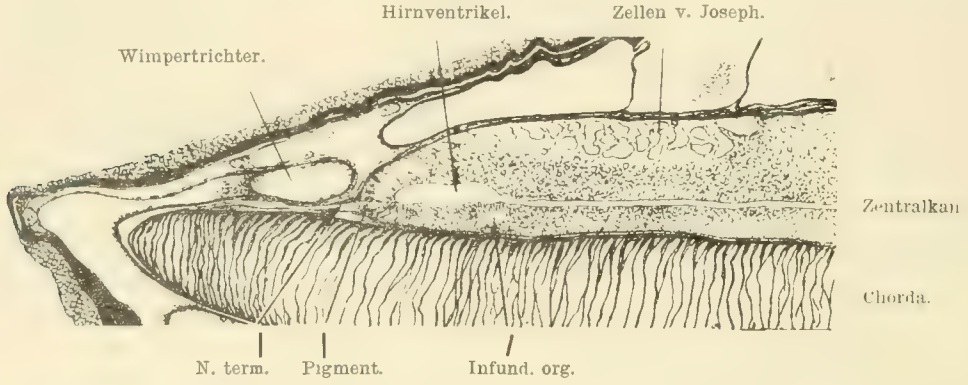


Fig. 42. Sagittalschnitt, seitlich von der Medianlinie durch das vordere Ende des Zentralnervensystems von Amphioxus lanc.

Hinter der Stelle, wo dieser sensible Nerv eintritt[1]), findet sich ein Sinnesorgan (Infund. org. Fig. 42), dessen Epithel — zuerst von BOEKE nach seinem richtigen Werte geschätzt — große Übereinstimmung mit dem Sinnesepithel in dem Infundibularorgan der Fische aufweist und uns dadurch einen wertvollen Anhaltspunkt für die Homologisierung davor und dahinter gelegener Teile darbietet.

So kann man denn hier sagen, daß derjenige Teil des Nervensystems, welcher hinter diesem Infundibul ar-organ liegt, nur mit der Basis des Mittelhirns, der Oblongata und dem Rückenmark korrespondieren kann.

Ob wir hier indessen von einer *Mittelhirn-Anlage* reden können, ist zwar nicht ohne weiteres zu verneinen, aber auch nicht leicht zu bejahen.

Bedenken wir, daß wirkliche Augen, wie wir sie bei den Kranioten kennen, diesem Tiere abgehen und damit auch die Augennerven, dann ist es klar, daß bei Fehlen eines Opticus, eines Oculomotorius und eines Trochlearis samt den damit assoziierten Systemen die zuverlässigsten Anhaltspunkte mangeln, um die Diagnose eines Mittelhirns stellen zu können.

Auch die Homologisierung der hinter der Infundibularregion gelegenen dorsalen Erweiterung des Ventrikels (nicht sichtbar in Fig. 42), welche von HATSCHEK und anderen als Ventriculus quartus bezeichnet wird, stößt auf Schwierigkeiten.

Es ist m. E. nicht richtig ihn ohne weiteres dem vierten Ventrikel der Kranioten zu homologisieren. Hierzu ist nämlich zu betonen, daß auch das Dach des Mittelhirnventrikels bei niedern Kranioten (Petromyzon) teilweise noch von einer ependymalen Membran gebildet wird. Dazu kommt, daß man die vorderste Dorsalwurzel, welche diese Gegend aufweist, (N. II) wahrscheinlich als Homologon des N. ophthalmicus profundus V betrachten muß (die Dorsalwurzel, welche die Kranioten in embryonalen Stadien im Mittelhirn aufweisen können), sodaß es sich

[1]) Nach LANGERHANS und VAN WIJHE führt er Ganglienzellen in seinem Verlaufe.

bei diesem Ventrikel teilweise ebenso gut um ein Homologon des Mittelhirnventrikels der Kranioten handeln kann, und die der Medulla oblongata der Kranioten entsprechende Region wesentlich kaudaler liegt. Ich möchte diese dorsale Ventrikelerweiterung (nicht angeschnitten in Fig. 42) denn auch lieber mit dem nichts präjudizierenden Namen *Ventriculus posterior* bezeichnen. Nur die zweite Dorsalwurzel (N. III), welche auch hier eintritt, dürfte einem Oblongatanerven (N. maxillo-mandikularis) homolog sein.

Diese Gegend wird überlagert von großen Ganglienzellen, die Lichtzellen von JOSEPH, welche sich durch den Besitz eines palisadenähnlichen Saumes unterscheiden, wie er oft an Sinneszellen gefunden wird (vergl. Kap. I, IV). Diese Zellen welche vielleicht die spätere Rolle des Mittelhirnes als optisches Zentrum, bei den Kranioten, einleiten, kommen aber als solche dort nicht mehr vor.

Die Diagnose eines *verlängerten Markes* ergibt ebenfalls Schwierigkeiten.

Die peripheren Verbindungen der Medulla oblongata werden bei den Kranioten, wie wir sehen werden, von den Kiemenbogennerven (Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und Vago-accessorius) und weiter von dem Vestibularis und den N. N. laterales gebildet.

Die N. N. laterales und ein von einem N. vestibularis innerviertes Gleichgewichtsorgan fehlen aber bei Amphioxus, werden sogar nicht einmal angelegt (VAN WIJHE). Auch fehlt ein Kiefer (die Nahrung wird durch das linke Ohrkiemenloch aufgenommen: VAN WIJHE).

Zwar hat Amphioxus Kiemenbogen, aber diese sind beim ausgewachsenen Tiere nicht mit Muskeln versehen.

Ihre Funktion bei der Atmung scheint von der Atrialmuskulatur und von Pterygialmuskeln (M. M. transversi) übernommen zu werden (VAN WIJHE). Wahrscheinlich haben diese eine viszerale Innervierung durch Äste der Dorsalwurzeln. Ob und in wiefern diese dorsalen Wurzeln von anderen — kaudaleren — Dorsalwurzeln als primitive Branchialnerven zu unterscheiden sind, werde ich in dem folgenden Kapitel besprechen. Aber auch wenn dies der Fall wäre, bleibt es schwer, bei der großen Anzahl solcher pseudo-branchialen Nerven, deren Zahl bei Amphioxus etwa 38 betragen kann, von einer wirklichen Medulla oblongata zu reden, weil diese Gegend in allen anderen Hinsichten dem Rückenmark völlig ähnlich ist.

Auch der Bau des Zentralapparates gibt uns keinen Anhaltspunkt, denn die Schließung (Calamus scriptorius) des *Ventriculus posterior*, der hauptsächlich den Mittelhirnventrikel repräsentieren dürfte, findet schon statt hinter der zweiten Dorsalwurzel (Nerv. III, s. o.). Mehr aber als die Hälfte aller folgenden Dorsalwurzeln gehört sicher noch zu der *Branchialregion* des Körpers, und zu dem Aufbau der Oblongatanerven der Kranioten dürften manche dieser Wurzeln beitragen, sodaß die Einengung des Ventrikels, der sog. Calamus scriptorius, bei Kranioten offenbar nach hinten verlegt wird (siehe Kap. III).

Bei Amphioxus aber hat das Mark hinter dem sog. Calamus scriptorius dieses Tieres, sowohl in der branchialen als in der postbranchialen Region [1]), noch einen im wesentlichen gleichartigen Charakter.

[1]) Das Tier hat im ganzen etwa 64 Nerven. Davon entsprechen von dem 2ten bis 7ten Dorsalnerven (III und VIII der Autoren) der Buccovelar-Region des Körpers, von dem

Ein Durchschnitt durch dieses Mark zeigt die Form eines Dreiecks mit nach oben gerichteter Spitze (Fig. 44 und 47).

Die Basis ist ein wenig konkav, eine Eigentümlichkeit, die als Anpassung an die runde Form der Chorda dorsalis zu betrachten ist, und die wir bei den Zyklostomen zurückfinden werden (Fig. 54).

Der Zentralkanal (in Fig. 44 und 47 kaum sichtbar) zeigt ventral ein ovales Lumen, von dem ein Ausläufer sich spaltförmig eine Strecke dorsalwärts fortsetzt, und nahe der hinteren Oberfläche wieder eine geringe Erweiterung aufweisen kann, ein Zustand, den man auch bei Embryonen höherer Tiere findet.

In dem kaudalsten Gebiete des Rückenmarkes hören die nervösen Elemente auf, welche den Zentralkanal umgeben, und sieht man allein eine, ependymale Röhre, deren hohe Zellen mit ihrer Innenfläche etwas nach hinten gerichtet sind. Diese Röhre geht in den meisten Fällen schließlich wieder in eine ampullenartige Erweiterung über (Fig. 43: Retzius).

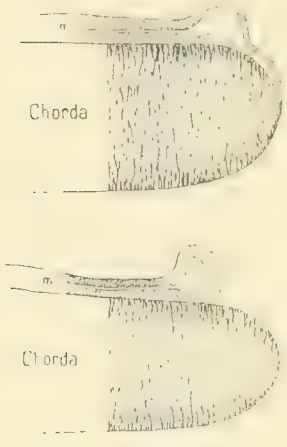


Fig. 43. Hinteres ampullär erweitertes Rückenmarksende v. Amphioxus n. Retzius.

Das Verhalten der *Nervenwurzeln* ist bei Amphioxus recht eigentümlich und einerseits auf *primitive Verhältnisse* — andererseits auf *sekundäre Veränderungen* in dem Bau dieses Tieres zurückzuführen.

Während man in der Anatomie der Säuger und des Menschen gewohnt ist, Vorder- und Hinterwurzeln etwa auf einem gleichen Querniveau austreten zu sehen, ist dies hier nicht der Fall: die *Hinterwurzel- und Vorderwurzelaustritte* alternieren mit einander bei Amphioxus.

Dies ist einem primitiven Verhalten zu danken, da die sensiblen Wurzeln in ihrem Austritt mit den intermuskulären Septen korrespondieren, durch welche sie die Haut des Körpers erreichen (siehe Fig. 45), während die Vorderwurzeln in die Masse des Myotoms selber eintreten und dadurch mit den septal verlaufenden sensiblen Wurzeln alternieren.

Während das alternierende Verhalten zwischen Vorder- und Hinterwurzeln einem *primitiven* Verhalten zu danken ist, liegt hier außerdem ein alternierendes Verhalten zwischen *rechts* und *links* vor, indem die rechten Vorderwurzeln mit den linken Vorderwurzeln alternieren und die rechten Hinterwurzeln mit den linken Hinterwurzeln (siehe Fig. 45).

Dies ist ein *sekundärer Zustand*, welcher dem Umstande zu danken ist,

7ten bis zum 39ten oder 40ten der peribranchialen Region und von dem 40ten bis zum Ende der postbranchialen (postatrioporen) Region des Körpers. Die Buccovelar- und Peribranchialregion bilden zusammen die Branchialregion.

daß die linke Seite des Körpers in Bezug auf die rechte eine sekundäre Verschiebung erfahren hat.

Da diese sekundäre Verschiebung der linken gegenüber der rechten Seite nicht genau der Hälfte eines Myotoms entspricht, erhält man doch fast nie eine linke Vorderwurzel zugleich mit einer rechten Hinterwurzel in einem Querschnitt, obschon Andeutungen davon namentlich auch im kaudalen Abschnitt des Rückenmarkes vorkommen können (siehe z. B. Fig. 47).

Die *ventralen Wurzeln* bestehen nicht aus kompakten Bündeln, sondern aus reihenförmig hinter und unter einander angeordneten Fasern, welche sich bald wieder in zwei Gruppen verteilen, (Äste würde man kaum sagen können), wovon die eine sich in dem oberen und die andere in dem unteren Teile der Seitenmuskel des Rumpfes verzweigen [1]) (Fig. 44).

Fig. 44. Austritt einer Vorderwurzel bei Amphioxus.

Es ist wahrscheinlich, daß diese Wurzeln rein somatomotorisch sind. Viszerale Elemente enthalten sie sicher nicht.

Die Wurzeln treten aus rechts und links alternierenden Verdickungen hervor, in welcher ein reichlich verwobenes Fibrillennetz vorkommt (Retzius). Dieses Netz steht mit zahlreichen feinen Fasern in Verbindung.

Bis jetzt ist es nicht mit Sicherheit gelungen diese Fasern auf bestimmte Zellengruppen zurückzuführen, obwohl mittelgroße Zellen an dem untern und seitlichen Rande des Zentralkanals dafür in Betracht kommen (Wolff, Johnston, Stendell).

Die Schwierigkeit, die Vorderwurzeln direkt bis zu ihren Zellen zu verfolgen, beweist wohl, daß ihre Ursprungszellen größtenteils nicht auf dem Niveau des Wurzeleintrittes liegen [2]), eine Sachlage, die wir bei den Fischen wieder finden werden.

[1]) Johnston fand, daß sie sich nicht immer an ein bestimmtes Myotom halten.

[2]) In Hinblick auf das Verhalten bei einigen Evertebraten (Krustazeen) und der Larven von Amphibien (vergl. Fig. 72*B*), scheint es mir nicht unmöglich, daß sich die Vorderwurzeln des Amphioxus von längsverlaufenden Fasern abzweigen, deren Ursprungszelle ziemlich weit von dem Wurzelaustritt liegt und deren longitudinaler Ast sich noch eine Strecke weit (als Hauptfaser oder Kollateral) durch das Rückenmark fortsetzt.

Wolff glaubt gesehen zu haben, wie eine Zelle unterhalb des Zellkanals ihren Neuriten in die Vorderwurzel sandte, während ein großer Dendrit derselben sich anscheinend in die Hinterwurzel begab, so den einfachst denkbaren Reflex bildend.

Nach van Wyhe dürften die Vorderwurzeln auch sensible Fasern für die Muskelsensibilität führen. Diese sind indessen noch nicht nachgewiesen bei Amphioxus, aber im Prinzip ist es sehr wohl möglich, weil solche von Sherrington und Tozer bei anderen Tieren in der Oculomotoriuswurzel nachgewiesen worden sind. Seitlich vom Zentralkanal gelegene Zellen, welche nach Wolff einen Ausläufer in die Vorderwurzel schicken, während der andere ihm entgegengesetzte Ausläufer sich in den Hintersträngen verteilt, können dafür in Betracht kommen.

In dieser Hinsicht sind nähere Untersuchungen aber sehr erwünscht.

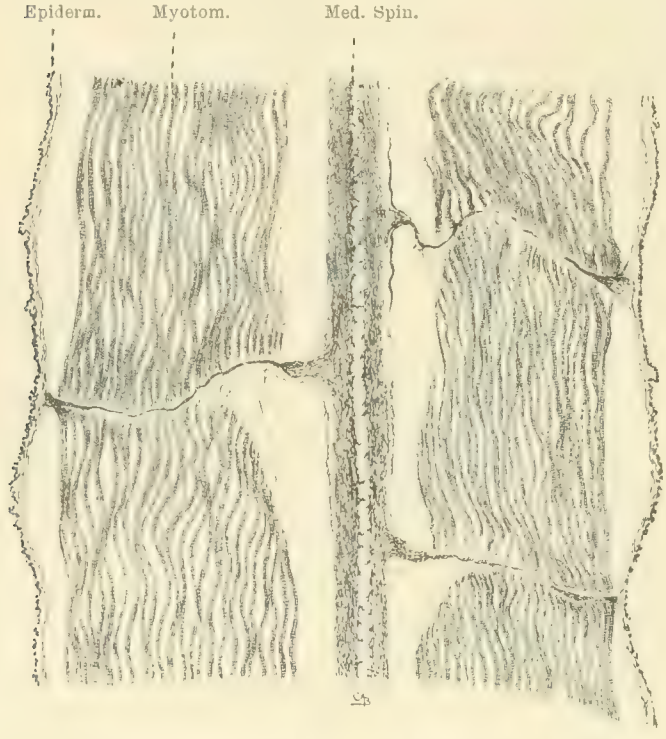


Fig. 45. Horizontalschnitt durch das Rückenmark von Amphioxus. Zur Demonstration des alternierenden und interseptalen Verlaufes der Hinterwurzeln.

Auch die *Hinterwurzeln* zeigen rechts und links ein alternierendes Austreten. Ein Längsdurchschnitt (Fig 45) zeigt dieses charakteristische Verhalten und den Zusammenhang mit dem alternierenden Stand der Myotome, bezw. deren Septen.

Die Hinterwurzeln enthalten außer sensiblen Fasern viszeromotorische Elemente.

An der Körperwand angekommen teilen sie sich in zwei Äste, einen kleinern dorsalen und einen größern ventralen Ast. Beide begeben sich in die Haut des Tieres, wo sie ohne besondere Endkörperchen, mit *freien intra-epidermalen Ausläufern* enden.

Ein Zweig des ventralen Astes geht außerdem nach inneren Teilen. Er führt viszero-sensible und viszero-motorische Komponenten und fehlt nur den kaudalsten Rückenmarksnerven.

Zwei Eigenschaften der Hinterwurzeln von *Amphioxus* müssen besonders betont werden. Die erste ist, daß sie sich nicht mit den Vorderwur-

zeln verbinden, die zweite, daß sie keine Zell-Aggregate in der Form von wirklichen Spinal-Ganglien besitzen.

Ersteres ist leicht zu konstatieren. Der zweite Punkt ist ein Objekt vieler Diskussion gewesen.

RETZIUS fand indessen in dem Rückenmark selber Zellen, deren periphere Ausläufer in die sensible Wurzel gehen.

Er gewann durchaus den Eindruck, daß dieselben als spinale Ganglienzellen betrachtet werden müssen, die, anstatt außerhalb des Rückenmarkes zu liegen, in demselben geblieben sind.

JOHNSTON hat dies bestätigt, aber daneben das Vorhandensein solcher Zellen in dem Verlauf der Nervenwurzeln selbst betont, was auch KUTCHIN tat.

Die spinalen Ganglienzellen in dem Rückenmark selbst liegen rings um den Wurzelaustritt, nach der Wurzel hin konvergierend (JOHNSTON; Fig. 46).

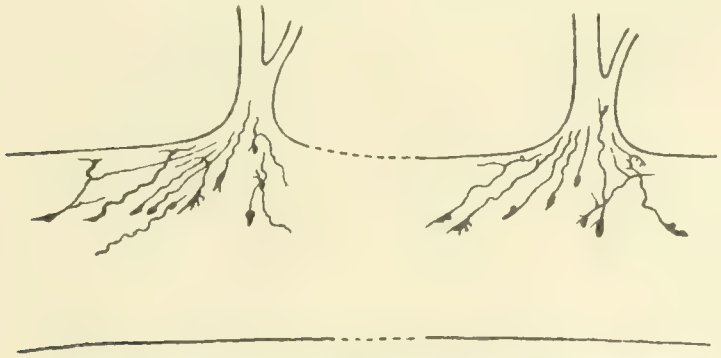


Fig. 46. Hinterwurzeln mit intramedullären Wurzelzellen bei Amphioxus, n. JOHNSTON.

Aus der eigentümlichen Lage der intramedullären Hinterwurzelzellen gewinnt man den Eindruck, als wären die Zellen im Begriffe, in die Wurzeln hinein zu migrieren [1]). Hierfür spricht auch die manchmal vorkommende laterale Ausbuchtung der an jenen Zellen vorbeigehenden Längsfasern (JOHNSTON).

Dies alles scheint darauf zu deuten, daß ein Teil der Ganglienzellen, die sich bei den höhern Wirbeltieren als Neuralleiste extra-medullär anlegen, bei Amphioxus ihre Anlage noch in dem Rückenmark selber haben und sich nur teilweise nach der Peripherie (dem Reize zu: neurobiotaktisch) verlagern.

[1]) Wir werden bei der Besprechung des Rückenmarkes der Teleostier sehen, daß auch dort noch sensible Ganglien in dem Rückenmark liegen und schon hier möchte ich die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß ein kleiner Teil der sensiblen Wurzeln des Trigeminus diese Eigentümlichkeit bewahrt bis zum Menschen hin, nämlich die mesenzephalische V Wurzel, deren bipolare Ganglienzellen bei allen Tieren im Tectum opticum bleiben.

Amphioxus lehrt uns also, daß dies kein Ausnahmefall ist, sondern einfach eine Erinnerung an einen primitiven Zustand, der unzweifelhaft durch neurobiotaktische Einflüsse (Migration der Zelle in der Richtung des Reizes) verändert ist.

Die zentralen Ausläufer aszendieren oder deszendieren, oder beides zugleich durch Dichotomie (Fig. 49). Eine recht große Zahl von Fasern löst sich aber auf dem Niveau des Eintrittes auf, und wenige kreuzen über die Mittellinie.

Die Hinterwurzeln führen dickere und dünnere Fasern. Die ersteren dürften *somato-sensible*, die letztgenanten *viszero-sensible* Elemente sein.

JOHNSTON fand, daß die letzteren das zentralste Bündelchen in dem Rückenmark darstellen, welches medioventral von den somato-sensorischen Fasern verläuft, sodaß hier schon dieselbe Anordnung vorliegen würde, die wir bei höheren Wirbeltieren wiederfinden.

Außerdem sollen sich die viszerosensiblen Fasern dadurch von den somatosensiblen unterscheiden, daß sie sich zentral nicht dichotomisieren, während die Hautfasern deutlich auf und absteigende Äste abgeben, von denen die aufsteigenden die größten sind.

Außer diesen sensiblen Elementen führen die Hinterwurzeln auch motorische Fasern für die Eingeweide (*viszero-motorische Fasern*), deren Ursprungszellen lateral vom ventralen Teile des Zentralkanales liegen sollen [1]).

Die viszero-motorischen Fasern bilden mit den viszero-sensiblen den *inneren Ast* der Dorsalwurzeln (s. o.).

Diese Äste bilden Plexusse von viszero-motorischen Fasern, z. B. in dem Gebiete des Atriums (FUSARI, VAN WIJHE, DOGIEL, KUTCHIN). Hierin kommen auch multipolare Zellen vor, sodaß es sehr wahrscheinlich ist, daß neben direkten viszero-motorischen Wurzelfasern zu der quergestreiften viszeralen Muskulatur des Atriums und der M. M. transversi auch das indirekte, sympathische System der prä- und postganglionären Fasern (siehe S. 19 u. w.) hier bereits vorkommt.

Von den *sekundären Neuronen des Rückenmarkes* sind in erster Stelle die „*Kolossalzellen*" [2]) ROHDE's zu nennen (Fig. 47, 48, 49).

Diese Zellen liegen meistens in der Mittellinie des Rückenmarkes, oberhalb der ventralen Erweiterung des Zentralkanales, sodaß ein Teil ihres Zellkörpers in die linke Hälfte und der andere Teil in die rechte Hälfte des Rückenmarks hineinragt.

Nach ROHDE sendet die vordere Kolossalzelle (dicht hinter der linken sechsten sensiblen Wurzel gelegen), ihren Achsenzylinder durch den ventralen Teil des Rückenmarkes nach hinten. Hierauf folgt eine Gruppe von Zellen, die sich bis zur XI Septalwurzel erstrecken und abwechselnd ihre

[1]) JOHNSTON findet, daß diese Zellen, welche eine ununterbrochene Reihe in dem Rückenmark bilden, den viszero-motorischen Zellen der Fische sehr ähnlich sind. Es ist mir nicht gelungen, dieselben mit Sicherheit zu identifizieren.

[2]) Sie unterscheiden sich von den großen mehr frontal gelegenen pigmentlosen Lichtzellen JOSEPH's, (oberhalb des Ventriculus posterior, Fig. 42), durch den Mangel eines palisadenähnlichen Marksaumes und treten erst auf, wo die Lichtzellen von JOSEPH nicht mehr vorkommen, während sie außerdem innerhalb das Zentralnervensystems liegen, nicht darauf, wie jene. Die photorezeptorische Funktion der Zellen von JOSEPH ist bis nicht bewiesen.

Achsenzylinder auf der linken und rechten Hälfte des dorsalen Teiles des Rückenmarkes ebenfalls *nach hinten* schicken.

Zwischen der XI und XXXIX Wurzel sollen keine Kolossalzellen vorkommen; aber eine kaudale Gruppe von etwa vierzehn Zellen tritt wieder

Fig. 47. Lage einer Riesenzelle auf den Niveau des Hinterwurzeleintrittes bei Amphioxus.

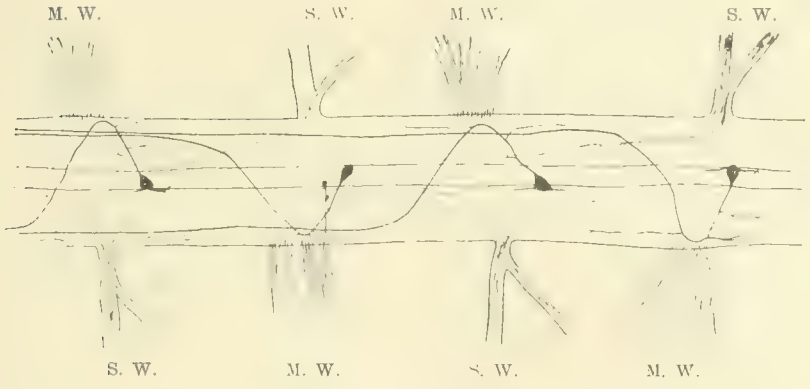


Fig. 48. Schema der Bogenfasern. Lage ihrer Ursprungszellen auf dem Niveau der sens. Wurzeln und Verlauf ihrer Axonen in stimulo-konkurrenter Richtung, n. RETZIUS.

auf zwischen der XXXIX und LXI sensiblen Wurzel, welche nun jedoch ihre Achsenzylinder (abwechselnd rechts und links) in die ventralen Seitenteile des Rückenmarkes *frontalwärts* schicken.

Daß diese sensiblen Reflexzellen in der Mitte des Markes fehlen, hängt wohl zusammen mit der Tatsache, daß die Haut in der Mitte des Körpers nur eine geringe Empfindlichkeit aufweist (vergl. S. 111, unten).

Ihre Lage resp. Entwicklung, fast immer auf dem Querniveau des Eintrittes einer sensiblen Wurzel, (Vergleiche Fig. 47, 48 und 49.) scheint durch die Reize jener Wurzeln bedingt zu sein.

Der Verlauf des dicken Neuriten dieser Zellen ist sehr auffallend. Der dicke Achsenzylinder, wie alle Fasern in dem Rückenmark von Amphioxus, marklos, geht erst nach derjenigen Seite des Rückenmarkes, welche dem Reizeintritt abgekehrt ist, während die Basis der Zelle den eintretenden Wurzelfasern zugewandt ist.

Dieser Achsenzylinderverlauf, welcher dem eintretenden Reizstrom entspricht (stimulokonkurrent), ist in völliger Übereinstimmung mit den Daten der stimulogenen Entstehung des Achsenzylinders (stimulogene Aktivierung Bok's: siehe Kap. I, S. 63 und 64).

An der Peripherie des Rückenmarkes angekommen, biegt der Axon unter dem Zentralkanal durch nach der andern Seite und läuft dann weiter in longitudinaler Richtung (Fig. 48 und 49).

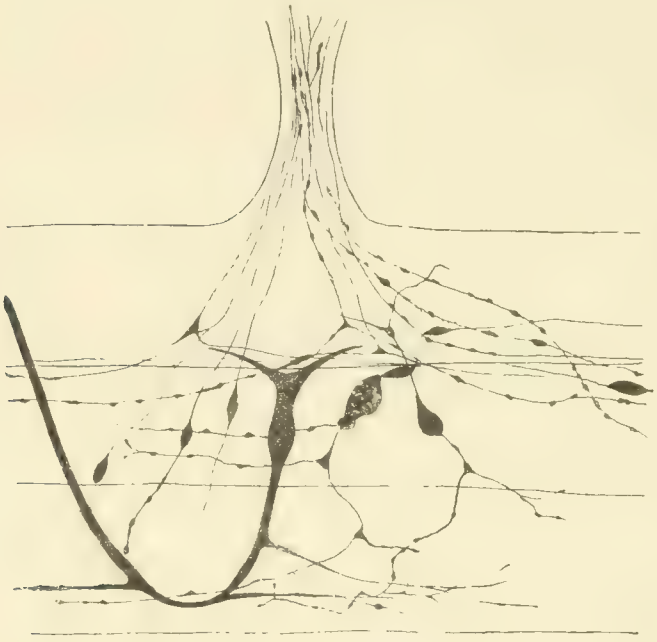


Fig. 49 n. Retzius.
Eintritt einer sensiblen Wurzel und Ausstrahlung ihrer Reize auf einer Kolossalzelle. Anfangsverlauf des Achsenzylinders der letzteren mit der Richtung des Reizstromes (stimulokonkurrent).

In seinem ersten Verlauf nach vorn-unten gehen einige Kollateralen ab, die sich dichotomisch verzweigen können; der dickste Ast davon geht auch nach vorn (Fig. 49).

Man hat diese Zellen verschieden interpretiert.

Wir müssen sie meines Erachtens identifizieren mit den Kommissurzellen (His'schen Bogenfasern) der höhern Wirbeltiere (vergl. auch Bielschowsky und Wolff).

Wie wir unten sehen werden, kommen auch dort bereits, in einem sehr frühen Stadium, sekundäre Neuronen vor, deren Körper meistens im dorsalen Abschnitt des Rückenmarkes liegen und deren Axonen in der Commissura anterior, also unterhalb des Zentralkanales kreuzen. Sie gehören dort nicht nur zu den zuerst sich anlegenden Zellen des Markes, sondern stimmen auch insofern mit den Kolossalzellen Rohde's überein, daß die frontalen Zellen dieser Art ihre Achsenzylinder nach hinten und die kaudalen Zellen ihre Achsenzylinder nach vorn senden (bei den Vögeln; Bok).

Daß die Achsenzylinder der vorderen Gruppe nach hinten laufen, ist im Einklange mit der physiologischen Tatsache, daß die meisten Reflexe

auch bei Amphioxus aboral verlaufen. Die zahlreichen frontal verlaufenden Achsenzylinder sind dadurch zu erklären, daß, was die Hautempfindlichkeit betrifft, auf den Kopf der Schwanz [1]) folgt und viele Schwanzempfindungen oral elaboriert werden.

Neben diesen gekreuzten Reflexbahnen gibt es bipolare Zellen, welche nach vorn und hinten einen Ausläufer aussenden und als kurze homolaterale *Schaltneuronen* (*Strangzellen*) zu deuten sind.

Zwischen den Ependymzellen des Zentralkanals sind außerdem von Edinger und Stendell Sinnesnervenzellen beschrieben, deren Neuriten bisweilen konvergieren und sich verschmelzen sollen und eine überraschende Übereinstimmung mit ähnlichen von Tretjakoff bei Zyklostomen beschriebenen Elementen aufweisen. Nähere Angaben über diese interressanten Wahrnehmungen sind indessen noch zu erwarten.

Schließlich muß ich noch eine Zellart in diesem Rückenmark erwähnen, die sicher als Sinneszelle zu betrachten ist.

In dem Rückenmark kommt (bei Branchiostoma carribaeum von dem dritten Segment an) neben und unter dem Zentralkanal eine Anzahl segmental gruppierter *Pigmentaugen* vor: in den vorderen Segmenten (vom vierten an) etwa 25, in der Mitte des Körpers viel weniger, in den Schwanzsegmenten wieder etwas mehr [2]) (vergl. hierzu Fig. 52).

Von Hesse wurde nachgewiesen, daß diese Pigmentaugen Komplexe zweiner Zellen sind, einer kappenförmigen *Pigmentzelle*, in deren Konkavität eine große unpigmentierte Zelle liegt, die *Sehzelle* (vergl. Fig. 51).

Diese zweizelligen Augen liegen so, daß diejenigen, welche unter dem Zentralkanal und rechts davon liegen, die Konkavität ihrer Pigmentkappe annäherend nach unten geöffnet haben, also ventralwärts sehen, während diejenigen, welche links davon liegen, annähernd nach oben sehen (Fig. 50).

Die meisten dieser Zellen sehen also ventralwärts, eine geringere Zahl dorsalwärts. Da das Tier jedoch meistens auf der Seite liegt „sehen" die Augen praktisch seitwärts (horizontal) und zwar die meisten nach der Seite, wo auch der Fimbrialapparat (des Mundes) liegt, während eine geringere Anzahl in der entgegengesetzten Richtung sieht. Der Stand der Augen entspricht jedenfalls der am meisten gebrauchten Seite des Tieres.

[1]) Daß die dort einwirkenden Reize frontalwärts übertragen werden, steht auch mit der von Parker gefundenen Tatsache im Einklange, daß die motorische Reaktion von Reizen irgend welcher Art in einer abgeschnittenen hintern Hälfte von Amphioxus stets viel geringer ist als in einer abgeschnittenen vordern Hälfte oder eines ganzen Tieres, von welchem allein die hintere Halfte stimuliert wird. Hieraus zeigt sich, daß das stärkste effektive Zentrum frontal liegt und daß die kaudalen Reize hierhin aufsteigen.

Diese physiologischen Befunde stimmen auch sehr gut mit der Tatsache überein, daß die somato-sensiblen Wurzeln alle eine Dichotomie aufweisen, deren frontalste Ausläufer der stärkste ist.

[2]) Nach Boeke ist diese Differenz bei pelagischen Larven noch größer.

Der nach der Pigmentzelle gekehrte Saum der Lichtzelle weist einen Streifen mit Sinnesstiftchen auf, wodurch man an die Sehzellen mit gestreiftem Saum erinnert wird, wie er auch bei den Augenzellen der Würmer vorkommen kann.

Fig. 50. Sagittallschnitt durch das Rückenmark von Amphioxus, A links vom Zentralkanal, B unter dem Zentralkanal und rechts davon. Man beachte die verschiedene „Blickrichtung" der Lichtzellen.

Boeke fand (Fig. 51) in demjenigen Teile der Sehzelle, der in dem Pigmentbecher liegt, eine linsenförmige Anordnung von mehr hyalinem Protoplasma (*a*) und zwischen dieser Linse und dem Kern fand er sogar eine zweite Ansammlung (*b*) linsenförmig angeordneten Protoplasma's, wovon er vermutet, daß es ebenfalls mit der Gesichtsfunktion in Verbindung steht.

Die Fibrillen dieser Zellen, die gleichfalls von Boeke nachgewiesen wurden, zeigen eine charakteristische Anordnung (siehe Fig. 51).

Es ist schade, daß es keinem der Untersucher gelungen ist, den Achsenzylinder (Nervenfortsatz), der die Gesichtszelle an der der Pigmentzelle gegenüberliegenden Seite (*c*) verläßt, weit genug zu verfolgen, um dessen Verbindung kennen zu lernen.

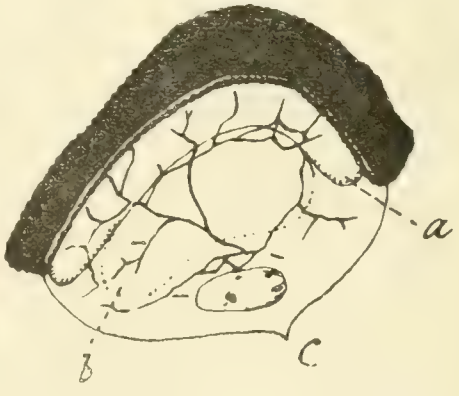


Fig. 51. Lichtzelle und deren Fibrillen bei Amphioxus n. Boeke.
c, Abgangsstelle des Nervenfortsatzes.

Man könnte daran zweifeln, berechtigt zu sein, aus dem Bau der Zellen auf die optische Funktion derselben zu schließen.

Es ist diesbezüglich zu bemerken, daß die optische Funktion dieser Zellen auch experimentell bewiesen wurde.

Parker zeigte, daß die früher oft angenommene Lichtsensibilität des

vordern Pigmentfleckes (der Hirnblase) nicht besteht. Dann hat er (wie bereits KRAUSE) gezeigt, daß das Rückenmark von der Stelle an, wo die Lichtzellen vorkommen, lichtempfindlich ist und daß diese Lichtempfindlichkeit mit der Verteilung der genannten Zellkomplexe, in dem Rückenmark übereinstimmt, indem derjenige Teil des Rückenmarkes am wenigsten empfindlich ist für Licht, welcher die geringste Zahl dieser Zell-komplexe enthält. So findet man als Schwellenwert der Lichtwirkung in der Mitte 25, gegen vorne 1 und hinten 1,5.

Da die Haut [1]) überall gleich gebaut ist, kann die Differenz in der Lichtempfindlichkeit, und damit die Lichtempfindlichkeit selber, nur erklärt werden durch die oben erwähnten Zell-Komplexe.

Es ist klar, daß wir es bei den optischen Funktionen dieses Tieres nur mit sehr *primitiven*, wesentlich *vitalen optischen*, Funktionen zu tun haben. Die Organe nehmen keine Gegenstände wahr, aber dienen nur dazu, den Stand des Körpers in Bezug auf das Licht zu regulieren (*Photostatik*).

Obschon es nicht in den Grenzen dieses Buches liegt, die Physiologie der Sinnesorgane zu behandeln, will ich doch noch einiges mitteilen über die übrigen Befunde PARKERS, was Temperatursinn, Tastsinn und chemischen Sinn anbelangt, weil daraus hervorgeht, welche Sinnesempfindungen im Rückenmark die primitivsten sind.

Amphioxus reagiert auf grobe *Temperaturveränderungen*. Die Kälte hat nur einen stimulierenden, die Wärme einen stimulierenden und richtenden Einfluß.

Ein grober *Berührungssinn* ist ebenfalls entwickelt und hierfür gilt, wie bei den meisten Fischen, daß das Vorderende des Tieres [2]) am meisten empfindlich ist (namentlich die Cirri), dann der Schwanz und das Mittelstück am wenigsten (S. 107).

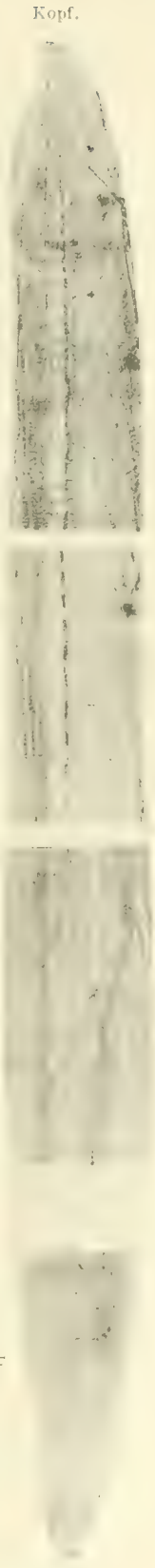


Fig. 52. Verteilung der Pigmentaugen in Rückenmarke eines (durch Dr. L. PEETERS) nach der Methode Spalteholz transparent gemachten Tieres. Die zwei ersten Segmenten sind frei davon. Der vordere Teil des Markes (A und B) enthält viel Augen. Das Mittelstuck (C) sehr wenige und der Schwanz (D) wieder etwas mehr.

[1]) Die Haut dieses Tieres soll außerdem nicht empfindlich sein für Licht. Bloß Süßwassertiere sollen dermato photoreceptorisch sein nach PARKER.

[2]) Wahrscheinlich wird von haartragenden taktilen Zellen auch eine Vibration empfunden, die sonst (bei höheren Tieren) vom Lateralorgan perzipiert wird.

Das Tier weist außerdem eine Empfindlichkeit für Säuren, Alkalien und bittere Stoffe (nicht für süße) auf.

Dieser *chemische Sinn* ist am meisten auf den Cirri und Tentakeln entwickelt, die sogar mit einer Art von Sinneszellen versehen sein sollen (Dogiel, Kutchin), was ich indessen bezweifle. Nach dem Kopf ist der Schwanz am empfindlichsten, und am geringsten empfindlich für chemische Reize ist der mittlere Teil des Körpers.

Wir werden später sehen, daß dies dem Verhalten entspricht, wie man es im allgmeinen bei Fischen findet.

Meistens ist die Reaktion eine negative. Die peripheren Endigungen sind alo überwiegend nozirezeptiver Natur. Es handelt sich hierbei ausschließlich um freie Nervenendigungen, welche neben den bereits genannten Reizen zweifellos auch für *Schmerz* empfindlich sind. Indessen dürften die freien Endigungen doch auch *grato*-rezeptiver Natur sein (siehe S. 35); jedenfalls sind ihre Empfindungen wohl stets von einem Affekt begleitet (protopathisch: Head).

Eigentümlich ist, daß man in den somatischen Muskeln dieses Tieres noch keine sensiblen Fasern, oder jedenfalls keine Hinterwurzelfasern hinein verfolgt hat und wir somit annehmen müssen, solange keine anderen Angaben vorliegen, daß die Muskelempfindungen geleitet werden von den Vorderwurzeln (ob dies geschieht in der Weise wie es bei Säugern von Sherrington und Tozer nachgewiesen ist für die Augenmuskelnerven der Säuger, oder in anderer Weise, ist unsicher).

Die *Hüllsubstanz* dieses Rückenmarkes wird, wie es scheint, nur von Ependymzellen, die mit radiären Ausläufern versehen sind, dargestellt (Nansen, Rohde, Lenhossek, Kölliker). Autonome Gliazellen kommen hier nicht vor.

Also ein sehr primitiver Zustand, wie man ihn bei Embryonen höherer Tiere nur noch in den ersten Stadien der Entwicklung findet. Die Ependymfasern scheinen auf ihrem Wege Nervenfasern zu umspinnen (Erik Müller), ohne indessen zu der Bildung eines autonomen (vom Zentralkanal getrennten) Gliagewebes zu führen [1]).

Eine Differenzierung von *Rückenmarkshüllen* kommt nicht vor, wohl ein loses Gewebe, welches vielleicht als Meninx primitiva zu deuten wäre (Sterzi), aber auch die Anlage des späteren endorrhachitischen Gewebes (siehe S. 121) in sich hält. Intramedulläre Bindesgewebssepten und intramedulläre Blutgefäße fehlen.

Das Rückenmark der Zyklostomen,

obschon noch ganz marklos, wie dasjenige von Amphioxus, zeigt uns doch bereits viel höher organisierte Verhältnisse.

Zwischen den beiden Unterklassen der Zyklostomen, den *Petromyzonten* und den *Myxinoiden*, besteht ein erheblicher Unterschied, namentlich in

[1]) Einige, vom letztgenannten Autor in seiner Arbeit über dieses Thema, in den Nervenaustrittshügeln nachgewiesnen Zellen sollen in Bezug darauf eine Annahme machen.

dem Bau des Hirnanteils des zentralen Nervensystems, aber ihr Rückenmark ist in den meisten Hinsichten ähnlich.

Die Myxinoiden sind in manchen Hinsichten eine regressive Form, bei welcher der Optikus, die Augenmuskelnerven und von den Kiemenbogennerven wahrscheinlich auch der N. glossopharyngeus (Johnston, Röthig, Black) fehlen.

Wir müssen in dem Fehlen dieser Elemente eine sekundäre Atrophie, eine *Regression*, sehen.

In einigen Hinsichten zeigen sie aber *primitivere* Verhältniße, so in dem Besitz einer viel größern Zahl von Kiemenbogen, während sie andererseits, und zwar gerade im Rückenmark in der Verbindung von Vorder- und Hinterwurzeln, sowie in dem Besitz von intra-medullären Blutgefäßen (Sterzi), einen *weiteren Fortschritt* in der Entwicklung aufweisen.

Nur bei den Embryonen dieser Klasse hat das Rückenmark noch eine prismatische Form, später liegt es wie ein dünnes Band auf der Chorda.

Diese sekundäre Abflachung ist nach Tretjakoff eine Anpassung an den Mangel an intramedullären Blutgefäßen, weil dadurch die innere Ernährung aus dem oberflächlichen Gefäßnetz erleichtert wird. Daß nur die Abwesenheit von intramedullären Blutgefäßen die Abflachung verursacht, ist aber unwahrscheinlich, weil auch das Rückenmark von Myxine, worin wohl intramedulläre Gefäße vorkommen, abgeflächt ist.

Nach Allen soll der Druck der Chorda die Abflachung herbeiführen.

Beide Meinungen bedürfen wohl noch einer weitern Prüfung: möglicherweise spielen beide Faktoren und noch andere eine Rolle, denn der Wirbelkanal ist so weit, daß eine Abflachung durch Druck nur dann verständlich wäre, wenn man annehme, daß dem Rückenmarke nicht nach dorsalwärts Raum gemacht werden könne, und weshalb. Ob die, namentlich dorsal, so starke Entwicklung des perimeningealen Gewebes dabei eine Rolle spielt?

Fig. 53. Hinteres, ampullär erweitertes Rückenmarksende von Petromyzon, n. Retzius.

Der Zentralkanal des Rückenmarkes ist bekleidet von Ependym, dessen ventrale Elemente sich durch ihre Größe auszeichnen.

Ähnlich wie bei Amphioxus wird er bei den Zyklostomen in der hintersten Schwanzregion (Fig. 53) oft etwas weiter.

Das Rückenmark besteht dort nur aus einem Ependymsack (Retzius), indem die nervöse Substanz bereits bei der Verjüngung, welche der sack-

förmigen Erweiterung des Zentralkanals vorangeht, fast gänzlich verloren gegangen ist.

Da bei den Zyklostomen das Alternieren der Myotome der linken Seite mit derjenigen der rechten (wie wir sie bei Amphioxus fanden) nicht besteht, findet bei diesen Tieren auch kein regelmäßiges Alternieren der *Wurzelaustritte* der linken und der rechten Seite statt, wenn auch namentlich in den motorischen Wurzeln noch nicht die ausgeprägte Symmetrie besteht wie bei den höhern Wirbeltieren.

Fig. 54. Querschnitt durch das Rückenmark von Ammocoetes n. Tretjakoff.

In Fig. 54 sieht man aber, wie die linke und die rechte Hinterwurzel auf demselben Querniveau eintreten.

Während wir in dieser Hinsicht eine Annäherung an das Verhalten bei höhern Tieren sehen, besteht in andern Hinsichten noch eine Übereinstimmung mit dem Lanzettfischchen.

In erster Linie treten die sensiblen Wurzeln nicht auf demselben Quer-Niveau aus wie die motorischen, sondern frontal davon [1]).

Letztere erscheinen daher immer auf einem Niveau zwischen denjenigen zweier sensiblen Wurzeln (Fig. 55).

Dieses Alternieren der sensiblen und motorischen Wurzeln,

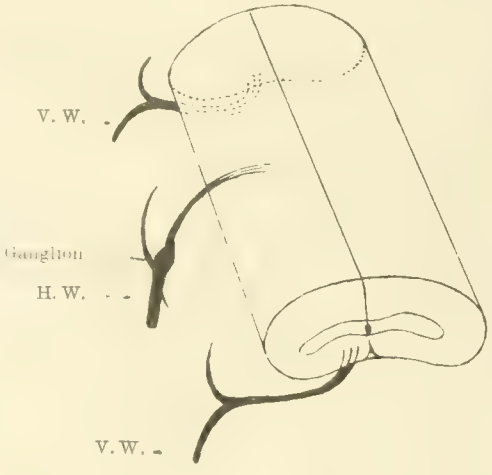


Fig. 55. Alternierendes Austreten der Vorder- (*V. W.*) und Hinterwurzeln (H. W.) bei Petromyzon. n. Johnston.

[1]) Dieser Punkt verdient wohl eine nähere Untersuchung, denn bei Tieren, wie Petromyzon, wo die Vorder- und Hinterwurzeln sich nicht vereinen, ist es fraglich, welche Wurzeln (vorne und hinten) zusammen gehören.

welches mit der intramyotomalen Endigung der motorischen und dem intermyotomalen Verlauf der sensiblen Wurzeln zusammenhängt, wird kaudal weniger regelmäßig.

Noch in einer zweiten Hinsicht zeigt sich ein primitives Verhalten bei den Zyklostomen, indem die dorsale und die ventrale Wurzel sich bei *Petromyzon* nicht zu einem Stamme vereinen, was mit der erwähnten Alternanz der Wurzeln im Zusammenhang stehen dürfte (Fig. 55).

Nur bei den Myxinoiden findet eine Verbindung der dorsalen und ventralen Wurzel zu einem gemischten Spinalnerven statt.

Die beiden vordersten Paare der Rückenmarksvorderwurzeln, welche den frontalsten Abschnitt der ventralen Rumpfmuskulatur von Petromyzon innervieren, dürfen nicht mit den vordersten sog. spino-okzipitalen Nerven (Fürbringer) der höhern Fische homologisiert werden, weil sie (präbranchiale) Myomeren innervieren, welche dort verloren gehen (Bütschli). Erst darauf folgen in Petromyzon die *Spino-okzipitalnerven*, d. i. solche Spinalnerven, welche bei höher entwickelten Wirbeltieren [1]) in den Schädel aufgenommen werden und später in den Hypoglossus aufgehen (vergl. Kap. V). Erst dann folgen die bleibenden Spinalnerven.

Alle diese Nerven treten jedoch bei Petromyzon noch außerhalb seines (Paläo-) Kraniums aus und sind nach demselben Prinzip gebaut.

Die *Ursprungszellen der ventralen Rückenmarkswurzeln* liegen fast nie auf dem Niveau ihres Wurzelaustrittes. Fast stets legt der motorische Achsenzylinder, unter Abgabe von intramedullären Kollateralen, eine erhebliche Strecke in kaudaler, seltener in kranialer Richtung ab, bevor er austritt. Dieses Verhalten kann seine Ursache finden in der Tatsache, daß die motorischen Wurzelfasern in ihrem primitivsten Zustande als Kollateralen von längsverlaufenden intramedullären Fasern entstehen (vergl. Fig. 72 B), deren Ursprungszellen meistens auf frontaleren Niveaus liegen. Es kann aber auch damit zusammenhängen, daß die sensiblen Wurzeln, deren Reiz die Lage der motorischen Zellen mitbestimmt, nicht auf demselben Niveau eintreten [2]) als die motorischen.

Die Ursprungszellen (welche bei Amphioxus zentral liegen) weisen bei den Zyklostomen bereits eine seitliche Auswanderung auf. Man findet bei diesen Tieren sogar deutliche, flügelähnliche Hörner grauer Substanz. Von Hinterhörnern und Vorderhörnern kann man dabei nicht reden; jederseits ist nur *ein* Horn (Fig. 54 und 58). Die motorischen Zellen liegen im seitlichen Abschnitt dieser Flügel und weisen eine multipolare Gestalt auf (Fig. 54).

Ihre Dendriten haben die Eigentümlichkeit, sich in einer senkrecht auf dem Längsschnitt des Rückenmarkes stehenden Fläche zu verästeln (siehe Fig. 56 und 57).

Ein Teil davon setzt sich mit Endfüßchen auf die longitudinalen

[1]) Teilweise bereits bei Plagiostomen: Okzipitalnerven Fürbringer's (Siehe S. 123).

[2]) Die korrespondierende sensible Wurzel soll meistens frontaler eintreten.

Nervenfasern des Markes; die meisten legen sich aber der Peripherie des Rückenmarkes an (Fig. 57).

Wir müssen diesen auffallenden Querstand der Dendriten in einer Ebene — (wie er auch von der PURKINJE'schen Zellen in der Molekularschicht des Kleinhirns vorkommt; Fig. 7) — der seitlichen Reizirradiation der zahlreichen marklosen Achsenzylinder dieses Rückenmarks zuschreiben [1]).

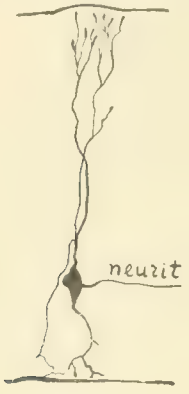


Fig. 56.

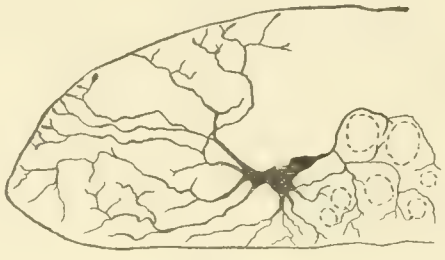


Fig. 57.

Flächenartige Ausbreitung der Dendriten der großen Rückenmarkszellen von Ammocoetes n. TRETJAKOFF.

Fig. 56. Längsschnitt durch das Rückenmark.

Fig. 57. Querschnitt durch das Rückenmark (man beachte das marginale Dendritennetz und die Umspinnung der MÜLLER'schen Fasern (rechts) durch Dendriten).

Es ist möglich, daß die Vorderwurzeln neben den üblichen somatomotorischen Fasern (der quergestreiften Muskulatur) hier auch bereits viszeromotorische (präganglionäre sympathische) Fasern führen, obschon die Mehrheit letzterer hier, wie bei Amphioxus, noch in den Hinterwurzeln verläuft.

Diese enden als präganglionare Fasern in kleinen multipolaren Zellen, welche den Arterien aufliegen und als sympathische Ganglien zu deuten sind. Eine Verbindung dieser Ganglien mittels eines Grenzstranges kommt noch nicht bei diesen Tieren vor. Die Lage der präganglionären Ursprungszellen im Rückenmark ist nicht genügend ermittelt.

[1]) TRETJAKOFF meint, sowohl diesen Querstand als die Anschmiegung der Endfüßchen an die Peripherie des Markes aus besseren Ernährungsverhältnissen an der Oberfläche erklären zu können, da das Rückenmark von Petromyzon keine Blutgefäße enthält. Dies erklärt aber nicht den Querstand derselben und konnte höchstens zu ihrer peripheren (marginalen) Verästelung beitragen.

Meine Auffassung wird übrigens dadurch bestätigt, daß die Purkinjezellen sich auch in *einer* Ebene verästeln, die senkrecht zu den longitudinalen Parallelfasern der Molekularschicht steht. Daß in letzterm Falle keine pialen Ernährungseinflüsse mitspielen, ist deshalb sicher, weil die Molekularschicht des Kleinhirns, im Gegensatz zu dem Rückenmark von Petromyzon, viele Blutgefäße enthält. Auch das Rückenmark von Myxine, welcher wohl Blutgefäße enthält, weist diesen Querstand auf.

Die *Hinterwurzeln* und deren zugehörige Zellen sind ein Objekt vieler Kontroversen gewesen.

Ihre sensiblen Fasern, deren periphere Verästelungen nur freie Endigungen (keine Tastkörper) aufweisen, entstehen überwiegend aus *extra*-medullären Zellen, die im Gegensatz zu Amphioxus zu wirklichen Knötchen vereint sind und spindelförmige Verdickungen der Hinterwurzeln verursachen (Fig. 55).

Diese Zellen sind meistens bipolar. Es kommen zwischen ihnen aber bereits Formen vor, bei denen der periphere und der zentrale Auslaufer sich nähern, und schließlich solche, wo dieselben sich zu einem kurzen gemeinschaftlichen unipolaren Stamm vereint haben (ähnlich wie in Fig. 10).

Ob Petromyzon außerdem auch noch *intramedulläre sensible Ganglienzellen* besitzt, ist zwar nicht endgültig entschieden, aber sehr wahrscheinlich.

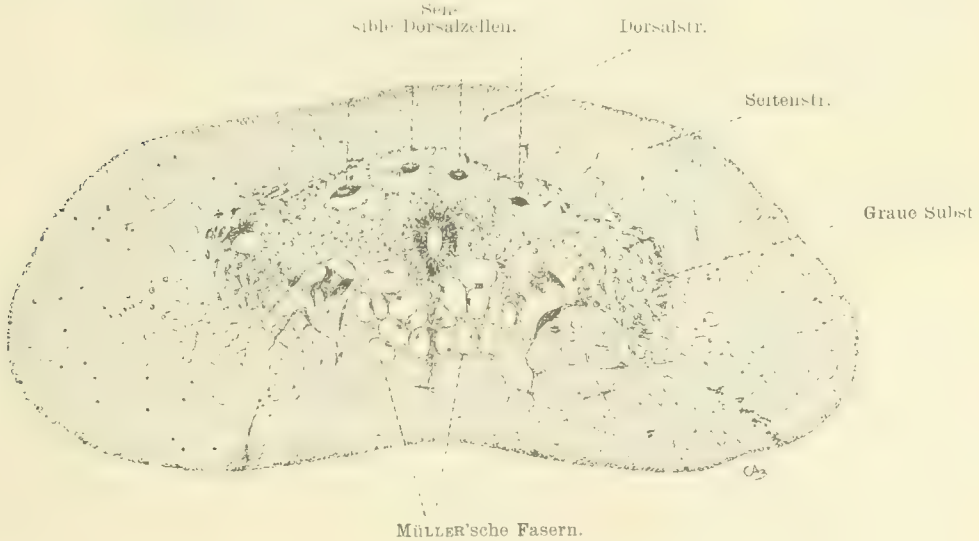


Fig. 58. Querschnitt durch das Rückenmark v. Petromyzon.

Man findet in der hinteren grauen Substanz große Zellen, welche (Fig. 58) als *Dorsalzellen* (Fig. 59: S. D. Z.) beschrieben sind. Die Frage, ob diese Zellen einen Ausläufer in die Hinterwurzel senden, ist verschieden beantworden. Während Tretjakoff diesen Verband verneint, kam Beccari, der diese Sache zuletzt wieder eingehend untersuchte ebenso wie Kolmer, zu der Überzeugung, daß sie als sensible Ganglienzellen zu betrachten sind, welche (ebenso wie das mit einem Teile der Ganglienzellen bei Amphioxus der Fall ist) eine intramedulläre Lage behalten haben

Er ist auch meine Ansicht, daß wir hier mit intramedullären sensiblen Ganglienzellen zu tun haben, auch auf Grund der völligen zytologischen Übereinstimmung dieser Zellen mit den intra- und supramedullären Wurzelzellen bei höhern Fischen (vergl. Fig. 59 mit Fig. 70).

In dem Rückenmarke des ausgewachsenen Petromyzons sind sie in zwei symmetrische Reihen angeordnet (Fig. 58 und 59).

Immerhin bilden diese intramedullären Spinalganglienzellen [1]), deren Ausläufer das *dorsomediale Bündel* des Rückenmarkes darstellen, nur einen geringen Teil der Hinterwurzelfasern (etwa ein Fünftel).

Die andern Hinterwurzelfasern gehören (mit Ausnahme der dünnen viszero-motorischen Fasern) den extramedullären Spinalganglien an, und treten in die dorsalen und dorsolateralen Stränge des Rückenmarks ein. Die dicksten Fasern teilen sich dichotomisch (NANSEN). Die weniger dicken knicken ohne eine solche Verteilung in longitudinaler Richtung um.

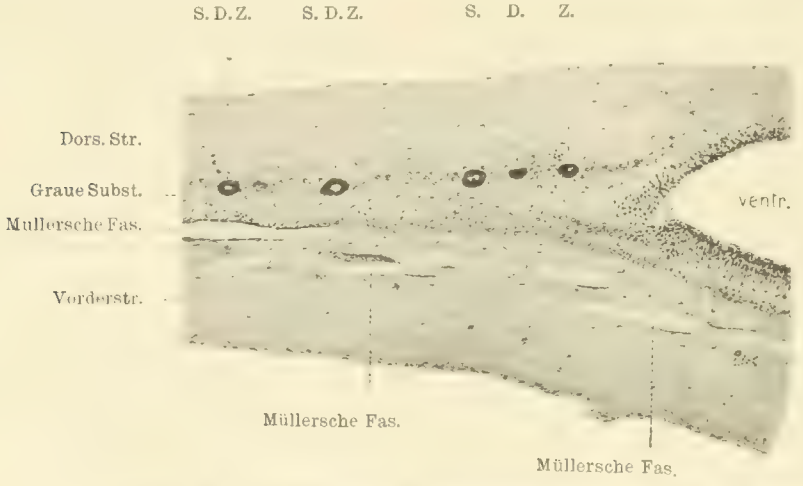


Fig. 59. Paramedianer Sagittalschnitt durch das Zervikalmark von Petromyzon.

Die dichotomischen Fasern grenzen an das *dorso-mediale Bündel* aus den intramedullären Ganglienzellen und (TRETJAKOFF) senden Kollateralen zur Peripherie des Markes, wo diese ein Kontakt mit den Dendriten der motorischen und Schaltzellen darstellen.

Die übrigen sensiblen Fasern liegen in den dorsolateralen Strängen und haben weniger Kollateralen. Diese verbinden sich aber auch an der Peripherie des Rückenmarks mit den Querdendriten der motorischen und koordinatorischen Zellen. In dem peripheren (sog. marginalen) Geflechte findet also ein Übergang der sensiblen Reize auf die Dendriten der Schaltzellen und der motorischen Zellen statt. Der direkte Übergang von sensiblen Reizen auf dem motorische Zellkörper ist eine Ausnahme.

[1]) Es bedarf wohl keiner Betonung, daß diese sensiblen intramedullaren Zellen wohl zu unterscheiden sind von den viszeromotorischen und den sog. v. LENHOSSEK'schen Zellen, welche bei Reptilien, Vögeln und Säugern im Zervikalmark beschrieben sind und ebenfalls ihre Achsenzylinder durch die Hinterwurzeln nach außen schicken, aber als *motorische* Wurzelfasern zu deuten sind. Die v. LENHOSSEK'schen Zellen liegen, wo sie vorkommen, in den Vorderhörnern, haben eine exquisit multipolare Gestalt und viele Dendriten.

Außerdem liegen auch hier meistens gekreuzt und ungekreuzt verlaufende sog. endogene Neuronen zwischen den eintretenden und austretenden Reizen.

Von diesen *endogenen Fasern* ist in erster Stelle eine Bahn zu erwähnen, welche wir bereits bei Amphioxus vorfanden, und welche wir hier und bei höhern Wirbeltieren als einen der erstentstehenden Bestandteile des Rückenmarkes wiederfinden werden: das System der *ventralen Bogenfasern*, deren Ursprungszellen wir als die Homologa der Kolossalzellen von Amphioxus betrachten müssen.

Die Neuriten dieser Zellen kreuzen die ventrale Raphe und bilden dann T-förmige frontale und kaudale Teilungen. Diese Teilungen verlaufen in den Vorderseitenstrang und enden nach kürzerm oder längerm Verlaufe, mit Kollateralen in dem peripheren Dendritennetz, teilweise um motorische oder Schalt-Zellen, in den seitlichen Abschnitten der grauen Substanz.

Eigentümlich ist es, daß — während wir bei höhern Wirbeltieren die Zellkörper dieser Neuronen die ursprüngliche in dem dorsalen Abschnitt des Rückenmarkes, wo man sie bei Amphioxus antraf, noch wohl einmal wieder aufweisen, — diese Kommissurzellen bei Ammocoetes meistens eine ziemlich ventrale Lage haben (Tretjakoff).

Letzteres ist meines Erachtens wohl teilweise der Abflachung des Rückenmarkes zuzuschreiben, wodurch alle Zellen mehr in die Seitenteile gedrängt werden.

Eine Anzahl dieser Zellen dehnt aber ihr Dendritennetz noch hinter dem Zentralkanal entlang, in die andere Hälfte des Markes aus (*Commissura protoplasmatica posterior*) und kann auch kontrolaterale Reize aufnehmen.

Wie weit die Fasern dieser gekreuzten sekundär sensiblen Bahn sich frontalwärts ausdehnen können, ist unbekannt. Größtenteils lösen sie sich wahrscheinlich im Rückenmark selber auf.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß neben diesen auch schon solche auftreten, welche sich bis in die Oblongata ausdehnen und sensible Reflexe auf die retikulären Zentren derselben übertragen können.

Wir finden in diesem Bogenfasersystem die primitivste sekundär sensible Leitung des Rückenmarkes, welche die ersten sog. *vitalen Gefühlseindrücke* der freien Hautverästelungen, die grobe *Berührung*, den *Schmerz*, starcke *Temperatur*-empfindungen und den chemischen Sinn leitet [1]).

Es ist m. l. nicht ausgeschlossen, weil die sensiblen Fasern sich auch in den Muskeln verästeln, daß diese primitive Bahn auch irgend welche Muskelempfindungen führt, (vergl. hier zu auch S. 112 und Fig. 72 B.).

Außer diesen gekreuzten Fasern kommen in dem Rückenmark von Petromyzon *ungekreuzte Strangfasern* vor, welche sich vermutlich mehr in die dorsalen und dorsolateralen Stränge begeben und als intersegmentale Schaltneuronen zu betrachten sind.

[1]) Weshalb (bereits bei Amphioxus)) die primitive vitale Reflexbahn gerade gekreuzt verläuft (was mit der überwiegend negativen Reflex-auslosung zusammen hängen dürfte) dafür verweise ich nach meiner Abhandlung „Ueber die Bildung von Bogenfasern als primare Reflexbahn der vitalen (protopathischen) Empfindungen" in „Bijdragen tot de Dierkunde", Amsterdam 1919.

Beide gehören wesentlich zu dem „Eigenapparat" des Rückenmarkes.

Daneben enthält das Rückenmark von Petromyzon aber auch Elemente, welche ihm *kraniale Reflexe* übermitteln: das System der MÜLLER'schen *Fasern*, welche durch ihre Größe auffallen (Fig. 54, 58, 59) und deren Ursprung in dem Mittelhirn und in der Oblongata liegt (vergl. Fig. 298).

Diese Fasern, deren Zahl jederseits 8 oder 6 beträgt, lassen sich bis in die kaudalste Region verfolgen, wo sie dem einzigen Lokomotionsorgan des Tieres (Petromyzon hat keine Flossen), dem Schwanze, überwiegend gleichseitige Reize aus höheren Zentren zuführen.

Dabei ist es eigentümlich daß diese Fasern keine Kollateralen aufweisen, sondern in einem fort zu der Schwanzregion laufen. Unterwegs geben sie wahrscheinlich aber doch seitliche Impulse ab; denn die Dendriten der motorischen Wurzelzellen (und Schaltzellen) umspinnen die MÜLLER'schen Fasern in einer solchen Weise, daß man einen Übergang des Reflexes auf diese Zellen nicht in Zweifel ziehen kann (Fig. 57).

Dieser Apparat ist ein Neugewinn der Zyklostomen, denn die Axonen der vordern Kolossalzellen von Amphioxus (die gekreuzt kaudal verlaufen), sind damit nicht zu homologisieren, auch darum nicht, weil der Abschnitt des Zentral-Nervensystems, in welchem sie entstehen, in funktionellem Sinne nicht mit der Oblongata oder mit dem Mittelhirn von Petromyzon verglichen werden darf, weil sie keine vestibuläre und optische Reize übermitteln.

Dieser Unterschied zwischen Amphioxus und Petromyzon ist im Einklange mit der Tatsache, daß bei den Neunaugen die aborale Reflexe mit der Ausbildung des Kopfes und dessen Sinnesorganen viel überwiegender geworden sind.

Während dies anatomisch aus der erheblichen Ausbildung des Gehirns und der Oblongatanerven bei diesen Tieren hervorgeht, spiegelt diese Zephalisation sich auch physiologisch ab.

Während wir bei Amphioxus eine außerordentliche Selbständigkeit und eine große Ähnlichkeit in den Bewegungen in der hintern Hälfte des halbierten Körpers im Vergleich zu der vordern sahen, ist die physiologische Zephalisation bei den Zyklostomen schon bedeutend weiter fortgeschritten und weisen hintere Teilstücke des Neunaugenkörpers eine viel größere Ungeschicklichkeit in ihren Bewegungen auf.

Was die sensiblen Empfindungen anbelangt, welche dem Rückenmarke übermittelt werden, so ist außer der bereits erwähnten Empfindlichkeit für Berührung, Schmerz, Temperatur und primitive Muskelempfindungen auch ein chemischer Sinn und eine Empfindlichkeit für Licht nachgewiesen worden. Obschon intramedulläre Lichtzellen fehlen, reagiert Petromyzon auch auf Lichteindrücke, welche außerhalb der Augen fallen.

PARKER hat nachgewiesen, daß die Haut selber dafür empfindlich ist (bei Petromyzon fluviatilis) und zwar ist der Schwanz empfindlicher als der Rumpf und der Kopf.

Dieser Reiz wird offenbar durch Spinalnerven übermittelt und zwar wahrscheinlich nicht von denselben Fasern, welche den chemischen Sinn dieses Tieres übermitteln, da letzterer am besten von der Kopfhaut, dann vom Schwanz und am ge-

ringsten vom Rumpf perzipiert wird. Besondere Endorgane dafür kennt man aber nicht.

Retzius, fand nur freie intraepidermoidale Nervenendigungen (Fig. 26).

Die wirklichen auf der Haut befindlichen *Sinnesknospen* werden von den Geschmacksnerven der Oblongata oder von den N. N. laterales (Kap. IV) versorgt.

Schließlich sei noch erwähnt, daß von Tretjakoff um den Zentralkanal von Petromyzon ähnliche „Sinneszellen" beschrieben sind, wie von Edinger und Stendell bei Amphioxus erwähnt wurden. Bezüglich der Sinnesnatur dieser Zellen sind jedoch, ebenso wie bei Amphioxus, noch nähere Untersuchungen abzuwarten.

Das *Hüllgewebe* im Rückenmark von Petromyzon zeigt eine höhere Stufe der Entwicklung als bei Amphioxus, indem dasselbe nicht nur aus strahligen Epēndymzellen des Zentralkanales besteht, sondern daneben Zellen vorhanden sind, welche vielleicht als autonome Gliazellen bezeichnet werden können (Retzius).

Der Körper dieser Zellen liegt oft an der Grenze der grauen Substanz. Ihre Ausläufer erreichen indessen meistens noch die Peripherie des Rückenmarkes und bilden nich den Endfüsschen der Ependymzellen die *Limitans superficialis*.

Erik Müller hat darauf hingewiesen, daß auch bei diesen Gliazellen eine solche Anordnung gefunden wird, daß die Mehrheit der Fasern jener Zellen, gerade wie die Dendriten der Ganglienzellen, senkrecht zur Oberfläche stehen. Da das Rückenmark von Petromyzon noch keine (bei Myxine nur wenige) Blutgefäße führt, halte ich es für wahrscheinlich, daß hierbei nicht nur mechanische Verhältnisse eine Rolle spielen, sondern auch metabolische Einflüsse, wie sie sich bei höhern Tieren kundgeben in dem Verhalten zu den Blutgefäßen.

Innerhalb des Zentralkanals ist eine eigentümliche homogene Faser gefunden, die meistens anfängt an Ependymzellen unter der Commissura posterior des Mittelhirnes, jedoch verstärkt werden kann durch Zusätze von andern Ependymzellen (Reissner's Faser). Es handelt sich dabei um ein nicht-nervöses Gebilde, dem wir meines Erachtens auch keine sekundäre Rolle in dem Reizleitungssystem jener Tiere zuschreiben dürfen (vergl. Tretjakoff, Dendy und Nicholls und S. 132—133).

Blutgefäße (und damit Piasepten) enthält das Rückenmark von Petromyzon noch nicht (Myxine wohl, Sterzi), dagegen liegen sowohl dorsal als ventral reiche Gefäßnetze auf der Medulla.

Das Rückenmark ist von einer gefäßreichen Haut umgeben, in welcher sich noch keine Pia, Arachnoidea und Dura unterscheiden laßen. Sie ist von Sterzi, dem wir die besten Untersuchungen auf diesem Gebiete verdanken, als *Meninx primitiva* beschrieben worden.

Das den Wirbeln anliegende Gewebe darf, nach Sterzi, nicht als Dura mater bezeichnet werden, wie es meistens geschieht, sondern soll *Endorrhachis* genannt werden. Es ist reich an Gefäßen und dem Perichondrium oder Periost der höheren Wirbeltiere homolog.

Zwischen der Meninx primitiva und der Endorrhachis liegt ein großzelliges, loses Gewebe, welches als Perimeningealgewebe bezeichnet werden muß und das viele Fettzellen enthält. Es ist namentlich dorsal stark entwickelt (vergl. S. 113).

Das Rückenmark der Plagiostomen.

Das Studium des *Rückenmarkes der Plagiostomen* ist um so wichtiger, weil bei ihnen zuerst ein Bau auftritt, der als Prototyp desjenigen der höhern Wirbeltiere zu betrachten ist (auch durch den Besitz von Markscheiden).

Seine Form ist bei diesen Tieren im Gegensatz zu den Zyklostomen oval (Haie) oder mehr oder weniger rund (Rochen). Es erstreckt sich nicht nur durch den ganzen Wirbelkanal, sondern überschreitet dessen kaudales Ende bei den Haien nicht unbedeutend [1]) (Fig. 60, postchordales Rückenmark von STERZI), wobei es als Ependymrohr in die Schwanzflosse hineinragt und am Ende von einem lymphoiden Gewebe umgeben ist.

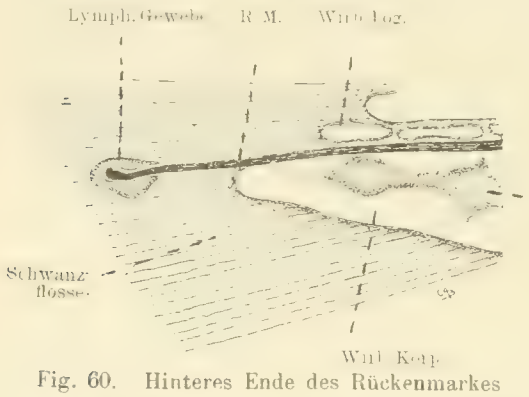


Fig. 60. Hinteres Ende des Rückenmarkes eines Haies, mit lymphoidem Gewebe umgeben. R. M. postchordales Rückenmark; n. STERZI

In den *Wurzelaustritten* kommt eine geringe Inkongruenz der rechten und der linken Seite fast nur noch dorsal, in dem frontalsten Abschnitt des Rückenmarkes vor (Fig. 62).

Dagegen ist eine Inkongruenz zwischen den Austrittstellen von Hinter- und Vorderwurzeln noch ziemlich allgemein.

Bei den Rochen ist das Alternieren der Wurzeln weniger auffallend und sind alle Nerven mehr zusammengedrängt.

Außerhalb des Wirbelkanals vereinigen die Wurzeln sich bei allen Plagiostomen und verlaufen sie als gemischte Aeste weiter (Fig. 61), dadurch einen starken Gegensatz bildend zu dem Verhalten bei Amphioxus und Petromyzon, wo eine solche Vereinigung noch nicht vorkommt.

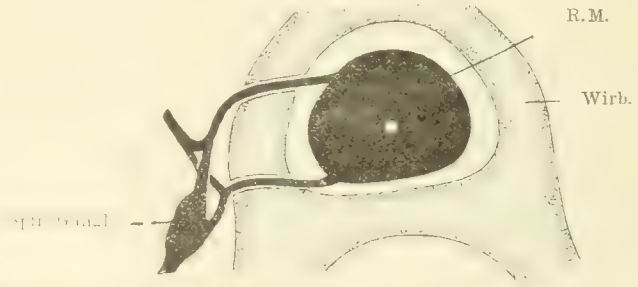


Fig. 61. Schema der Rückenmarkwurzeln bei einer Haie, n. STERZI.

Ein sympathischer Ast wird für die Organe der Eingeweide abgegeben (nicht gezeichnet in Fig. 61).

Diese Äste vereinigen sich wohl zu Plexussen, aber ein eigentlicher „Grenzstrang" tritt auch hier noch nicht auf.

Die Spinalnerven der Plagiostomen zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie frontal viel kleiner werden, wie aus Fig. 62 hervorgeht. Die frontalen Nerven werden als *Spino-okzipitalnerven* zusammengefaßt.

In Figur 62 sieht man (in B), daß die frontalsten derselben sogar der

[1]) Bei Rochen kommt dies nur embryonal vor.

Hinterwurzel gänzlich ermangeln und daß auch die ventralen Wurzeln frontal ganz fein sind und dichter aufeinander liegen (Occip. Nerven Fig. 62 A.).

Die *Spino-okzipitalnerven der Haie* sind auch sonst von einem andern Gesichtspunkt aus zu betrachten als die übrigen, „wirklichen Rückenmarksnerven".

Man kann bei ihnen zwei Gruppen unterscheiden: die *okzipitalen Nerven* und die *okzipitospinalen Nerven*. Die erstgenannten sind diejenigen Nerven, welche sich zuerst zu Kranialnerven umwandeln (FÜRBRINGER).

Während das Paläokranium der Zyklostomen kaudal mit der Labyrinthregion abschließt und keine Rückenmarksnerven umfaßt, findet bei den Plagiostomen eine kaudale Vergrößerung des Schädels statt (die protometamere

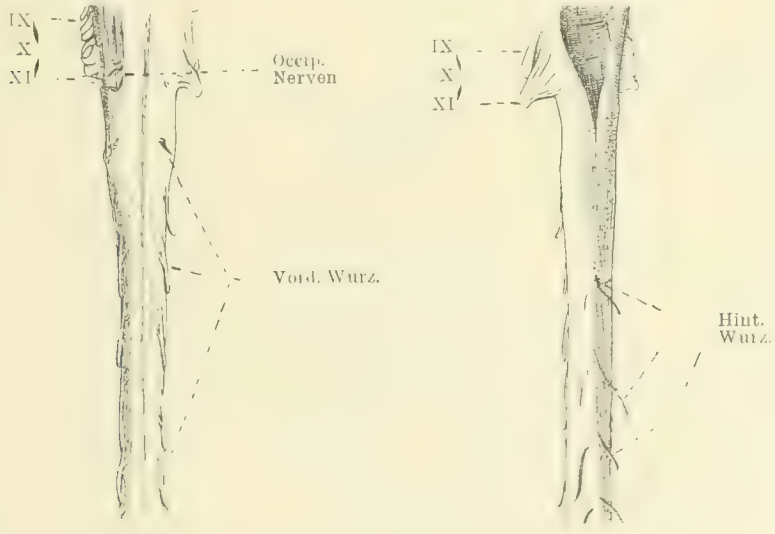


Fig. 62 A. Fig. 62 B.

Fig. 62 A. Vorderwurzeln in dem Übergangsgebiet zur Oblongata bei Carcharias glaucus. Ventralansicht

Fig. 62 B. Hinterwurzeln dito. Man bemerke die frontale Verminderung derselben und den asymmetrischen Austritt. Dorsalansicht.

Assimilation), wodurch die vorderste Gruppe — die Gruppe der okzipitalen Nerven (bei den Haien 4 oder 5) — in dem Schädel aufgenommen wird.

Daß diese Gruppe (die okzipitale) der Hinterwurzeln [1]) ganzlich entbehrt, muß wohl damit in Zusammenhang gebracht werden, daß ihr sensibles reflektorisches Innervationsgebiet so nahe am Kopfe liegt, daß es von sensiblen Hautasten des Trigeminus und Vagus versorgt wird.

Bei einer zweiten Vergrößerung (auximetamere Assimilation) des Kraniums, welche erst bei höhern Tieren stattfindet, wird außerdem die

[1]) Nur der kaudalste Okzipitalnerv hat zuweilen eine Hinterwurzel und Ganglion (Notidaniden). Namentlich embryologisch läßt dieses sich oft nachweisen.

zweite Gruppe von spino-okzipitalen Nerven assimiliert (die Gruppe der okzipitospinalen Nerven; FÜRBRINGER).

Die wirklichen spinalen Nerven sind sehr gleichartig gebaut und sehr zahlreich (oft mehr als hunderd Paare).

Die *ventralen Wurzeln* nehmen (namentlich bei den Haien) innerhalb des Markes einen schrägen Verlauf nach hinten, da in vielen Fällen ihre Ursprungszellen frontal von dem Wurzelaustritt liegen.

Die motorischen Wurzelfasern verlaufen ungekreuzt (Fig. 63).

Die Anordnung der grauen Substanz zeigt erhebliche Differenzen mit

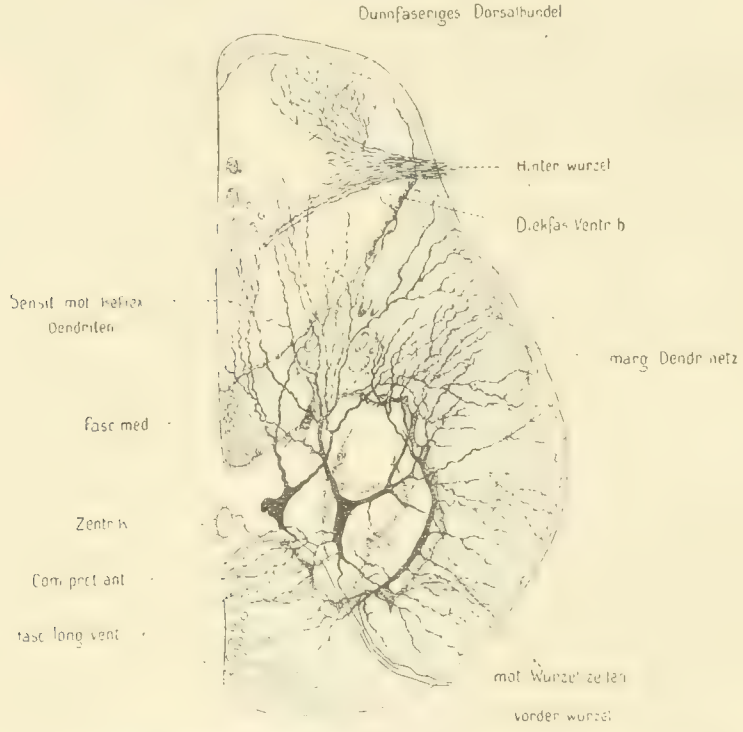


Fig. 63. Demonstration der Hinterwurzel-Vorderhornreflexe bei einem Rochen. Die Dendriten der Vorderhornzellen verästeln sich bis in die graue Substanz der Hinterhörner, n. VON LENHOSSEK.

den Zyklostomen und nähert sich bereits derjenigen der höhern Wirbeltiere.

Während bei den Neunaugen noch nicht die Rede war von einer Einteilung der grauen Substanz in Hinterhörner und Vorderhörner, ist dies wohl der Fall bei den Plagiostomen (Fig. 63).

Doch zeigt sich insofern noch ein bedeutender Unterschied zu den höhern Wirbeltieren, als die Hinterhörner so dicht bei einander liegen, daß kaum weiße Substanz dazwischen liegt. Bei den Haien hat die graue Substanz dadurch mehr die Form eines umgekehrten Ypsilons (Λ). Bei den Rochen ist dies weniger der Fall.

Die *Vorderhorn-Zellen* sind groß, oft länglich und parallel an einander geordnet.

Die lateralen Zellen zeigen nicht selten eine laterale Konvexität, welche sich dem Rande der grauen Substanz anpaßt (Fig. 63).

Wie bei den Zyklostomen, dehnt ihr reiches Dendritennetz sich auch in die weiße Substanz des Markes aus.

Man kann bei diesen Dendriten drei Kategorien unterscheiden (Fig. 63).

Die kleinste Kategorie umfaßt diejenigen, welche über die ventrale Raphe hinaus in die Vorderstränge der andern Seite ziehen und also eine *protoplasmatische vordere Kommissur* (Comm. prot. ant., Fig. 63) bilden, welche wir auch bei andern Wirbeltieren angedentet finden.

Bedeutend zahlreicher sind die Dendriten, welche sich nach den Hinterhörnern, in der Richtung der Hinterwurzelendigung, begeben (sensitivo-motorische Reflex-Dendriten; Fig. 63). Diese Dendriten darf man wohl als den kürzesten Weg des einfachen Hinterwurzelreflexes betrachten, welcher *sensitivo-motorische Reflex* in dieser Weise [1]) auch noch bei den Teleostiern überwiegt.

Die größte Zahl der Dendriten umfaßt jedoch diejenigen, welche sich in dem Areal der Seitenstränge verästeln und — die Peripherie des Markes erreichend — ein feines Gewirr, das *marginale Dendritennetz, darstellen*, dem wir bereits bei den Zyklostomen begegneten.

Bei den Plagiostomen befindet sich dieses Netz namentlich in der Nähe der Seitenstränge und dem hinteren Teil der Vorderstränge (marg. Dendr. netz: Fig. 63 und 66).

In dem ausgewachsenen Rückenmark kann man dieses marginale Dendritenareal wahrnehmen als ein rötliches Feld in Präparaten, welche mit Parakarmin nachgefärbt sind (siehe Fig. 66). Sie bilden den sog. Campus triangularis funiculi lateralis BORCHERT's, der namentlich im obern Drittel des Rückenmarks sehr ausgebildet ist.

Dieses marginale Dendritennetz tritt in der Nähe der Peripherie mit reichlichen Kollateralen von Achsenzylindern in Kontakt [2]).

[1]) Bereits in der Einleitung habe ich erwähnt dasz bei höhern Tieren (von den Amphibien an) eine Änderung eintritt in dem Sinne, daß die bis in die Hinterhörner eindringenden Dendriten spärlicher vorkommen, aber dagegen die Kollateralen der Hinterwurzelfasern sich bedeutend vermehren und sich bis in das Vorderhorn verlängern. Sie bilden dann die bei den Plagiostomen noch nicht vorkommenden direkten sensitivo-motorischen Kollateralen (vergl. hierzu Seite 74 und 75).

[2]) Dieses marginale Dendritennetz, dem wir auch bei den Zyklostomen begegneten und welches noch bei Amphibien und teilweise bei Reptilien (Fig. 82) besteht, geht bei den Säugern verloren, wo die Dendritenverästelung bei ausgewachsenen Tieren innerhalb der grauen Substanz bleibt.

VON LENHOSSEK bringt dies mit dem größern Umfang der motorischen Zellen im Rückenmarke niederer Tiere in Zusammenhang und meint, bei diesen Tieren „ist der Umfang des Rückenmarks der Mächtigkeit der Ausstrahlung der Vorderwurzelzellen so wenig gewachsen, daß ihre Dendriten nur dadurch innerhalb der Grenzen des Markes

Die Vorderwurzelzellen dehnen sich im ziemlich gleichmäßiger Weise über das ganze Rückenmark aus; eine segmentäre Anordnung [1]) ließ sich bis jetzt nicht nachweisen, ebensowenig wie spezielle muskuläre Gruppierungen. Es ist sogar fraglich, ob in der Region, wo die motorischen Flossennerven entstehen, Verstärkungen der Ventralhörner auftreten. Jedenfalls kann man bei diesen Tieren von einer Intumescentia lumbalis und cervicalis nicht reden.

Es ist wahrscheinlich, daß die Vorderwurzeln der Plagiostomen auch bereits viszero-motorische Fasern führen. Indessen findet der Austritt der meisten viszero-motorischen Fasern hier noch durch die Hinterwurzeln statt.

Im Gegensatz zu Amphioxus und den Zyklostomen liegen, bei ausgewachsenen Plagiostomen, alle Ursprungszellen der *sensiblen Wurzeln* in den extramedullären Spinalganglien.

Bei Embryonen dieser Tiere kommen aber noch (von Beard als „transient ganglioncells" beschriebene) intramedulläre Zellen vor, in der dorsalen Medianlinie (an der Stelle, wo auch die Anlage der sensiblen Ganglienzellen — Neuralleiste — sich bildet).

Ihre Lage ist sehr charakteristisch und ihre Ähnlichkeit mit den großen intramedullären sensiblen Zellen der Zyklostomen und Teleostier (Fig. 59 und 70) auffallend.

Sie sind bis jetzt nur in larvalem Zustande nachgewiesen und besitzen außer einem sensiblen Ausläufer für die Haut einen solchen für die Sensibilität der Muskeln (Neal), wie es auch bei Amphibienlarven der Fall ist (s. Fig. 72 A).

Nach Beendigung des Larvenlebens verschwinden sie aber, wie bei den Amphibien. (Sie gehen nicht in das Invertebralganglion über).

Die Intervertebralganglien, die Spinalganglienzellen (Fig. 65), behalten bei den Plagiostomen insofern noch ein primitives Charakteristikum, als

untergebracht werden können, daß sie sich draußen unter der Pia mater mit ihren Endspitzen umkrummen".

Diese Erklärung will mir nicht genügen, da man, wenn nur die Größe der Dendriten, deren Wachstumsdrang, diese peripheres Netz verursachte, sich die Frage stellen darf, weshalb dieser Wachstumsdrang sich nicht auch in longitudinaler Richtung äußert und weshalb nur oder überwiegend in transversaler Richtung.

Trophische Einflüße von der Meninx aus dürften hier kaum vorliegen, weil das Mark, auch innerlich, mit Blutgefäßen reichlich versehen ist.

Wie beim Rückenmark der Zyklostomen, möchte ich hier auch auf die Wahrscheinlichkeit hinweisen, daß bei den niedern Tieren, deren Fasern noch marklos sind oder doch jedenfalls weniger Mark enthalten (handelt es sich hier doch auch um eine Ausbildung, die bei Embryonen zustande kommt), die *irradiative Reizung durch longitudinale Faserbahnen*, die hauptsächliche Verästelung in einer *Querfläche* des Rückenmarkes bereits in jungen Stadien bedingt.

[1]) Die Interkalarligamente und die Neurapophysen der Wirbel können gewisse Impressionen auf dem Rückenmark hervorrufen (Sterzi). Diese können, wo sie vorhanden sind, eine Segmentierung vortäuschen, verdanken aber ihre Anwesenheit nur äußern, nicht nervösen Umständen und haben also keinen innern Wert.

manche derselben lebenslang eine bipolare Form behalten (G. Levi), obschon eine viel größere Zahl wie bei den Zyklostomen unipolar geworden ist.

Der zentrale Fortzatz, der Axon, is häufig etwas dünner als der periphere. Dieser periphere Fortsatz verästelt sich in der Haut mit freien Endigungen, welche zwar verschiedene Niveaus der Epidermis einnehmen, aber keine besonderen Endkörperchen aufweisen.

Es liegt denn auch kein Grund vor anzunehmen, daß die Sensibilität der Haie im Prinzip höher organisiert sei als diejenige der Zyklostomen. Wie diese, beschränkt sie sich wohl auf die vitalen Empfindungen [1]) des nicht oder kaum lokalisierbaren Berührungsinnes, des Schmerzes, der starken Temperaturschwankungen und des chemischen Sinnes, während auch sensible Hinterwurzelfasern in die Muskeln eindringen.

Die Anordnung in der Haut gestaltet sich in regelmäßiger, segmentaler Weise, wobei jedes Wurzelareal die nächstliegenden Areale dorsal etwa über die Hälfte ihrer Breite überlagert, wobei die ventrale Seite des Segmentes, welche breiter ist als die dorsale (vergl. Fig. 64) eine größere (auch relativ größere) Überdeckung aufweist (van Rijnberk).

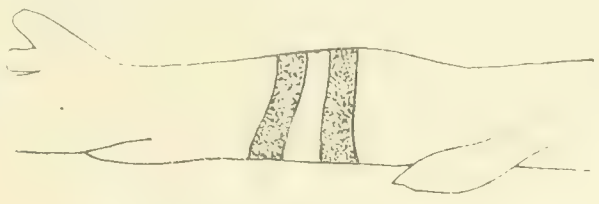


Fig. 64. Segmentale Innervierung der Haut bei Scyllium. n. van Rijnberk.
Das weiße Feld zwischen zwei punktierten Feldern ist ein Segment isoliert zwischen zwei, infolge von Durchschneidung von je drei Hinterwurzeln analgetischen Hautbezirken.

Die größere Breite des ventralen Rumpfdermatomes, die hier nicht, wie bei den Vögeln (Fig. 86), aus einem größeren Umfang der Bauchseite des Tieres zu erklären ist, wird wahrscheinlich veranlaßt durch die größere Reizung, welcher die Bauchseite ausgesetzt ist (de Boer), welche auch die relativ größere Überdeckung (Faserzuwachs) erklärt (Neurobiotaxis).

Die Hinterwurzelfasern verlaufen zentral größtenteils innerhalb der grauen Substanz der Hinterhörner. In dieser sind ihre Faserbündel so zerstreut, daß von kompakten Hintersträngen keine Rede ist und die Hinterhörner mit ihren retikulären Ausläufern aneinanderstoßen (Fig 66).

Namentlich Brouwer hat darauf hingewiesen, daß eine weitere Ausbildung der eigentlichen Hinterstränge, mit Auseinanderdrängung der Hinterhörner, erst bei den höhern Wirbeltieren auftritt.

Bei den Fischen, die er untersuchte, fand er, daß das quantitative Verhältnis der Hinterstränge zu dem Rest der weißen Substanz nur etwa 6 % betrug, während dieser Prozentsatz beim Menschen fast 39 % ist.

[1]) Eventuelle Geschmacksknospen werden vom Facialis, die komplizierten Lateralorgane vom Nervus later. post. innerviert.

Bedenkt man dabei, daß bei den Haien der größere (vordere) Teil des Hinterstrangareales (dorsales grobfaseriges Bündel v. LENHOSSEK's) noch überwiegend aus absteigenden Axonen der dorsalen Strangzellen aufgebaut ist, dann begreift man, wie gering der Prozentsatz der aufsteigenden Hinterwurzelfasern darin sein muß.

Es wäre indessen unrichtig, daraus zu schließen, daß die sensiblen Wurzelfasern nach ihrem Eintritt in das Rückenmark nicht ebensogut wie bei Amphioxus und Petromyzon, ja sogar in noch reichlicherer Weise, absteigende und namentlich aufsteigende Dichotomien besitzen. Doch kommt eine frontale *Akkumulation* davon (wie wir sie bei Säugern kennen) hier nicht vor, und außerdem sind die betreffenden Fasern nicht zu Hintersträngen gesammelt, sondern innerhalb der Hinterhörner und seitlich davon über verschiedene Bündelchen verteilt.

Bald nach ihrem Eintritt in *die graue Substanz der Hinterhörner* breitet ein Teil sich fächerförmig aus, so daß einige Fasern mehr dem dorsalen Abschnitt des Hornes, andere mehr dem ventralen Abschnitt desselben zustrebten (Fig. 63).

Die *dorsalsten* Fasern scheinen rückwärts zu biegen und unter Bildung von Kollateralen in dem dorsalsten Abschnitt des Hornes zu enden, in dieser Weise eine mehr oder weniger lokale Endigung darstellend (Fig. 63). Es ist möglich, aber nicht bewiesen, daß dieses Bündel auch viszerosensible Fasern (des Sympathikus) führt.

Der *ventralere* Teil, dessen Fasern nicht so schnell sich verjüngen, bildet mittels Dichotomien längere auf- und absteigende Züge, welche sich über viele Segmente ausdehnen, ohne jedoch wirkliche, das ganze Rückenmark bis oben durchziehende Stränge zu bilden.

Diese Züge verlaufen namentlich in den seitlichen Abschnitten des Hinterhorns wie es besonders in Fig. 66 sehr deutlich ist.

Es scheint, daß es hauptsächlich diese gröberen ventralen Fasern sind, welche mit den Dendriten der Vorderwurzelzellen in Verbindungen treten und den direkten *sensitivo-motorischen Reflex* [1]) übermitteln, von dem bei der Beschreibung der motorischen Zellen die Rede war (vergl. Fig. 63).

Die zuletzt beschriebenen Fasern sind als somatosensible Fasern zu betrachten.

Die geringe Länge der aufsteigenden Bahnen findet einen Ausdruck in der bereits erwähnten Tatsache, daß die Hinterwurzeln keine frontal akkumulierende Stränge bilden in dem Sinne, wie wir sie bei den Säugern zu sehen gewohnt sind

[1]) Wir werden in der weitern Entwicklung des Rückenmarkes sehen, daß bei den höhern Tieren die gröbern und lateralen Bestandteile des Hinterstrangareales die direkten sensitivo-motorischen Kollateralen abgeben, und daß diese Hinterwurzelfasern bei einigen Tieren im hintern Abschnitt des *Seitenstranges* verlaufen können (siehe bei den Schlangen, Fig. 82) anstatt in den Dorsalsträngen, wie bei den Amphibien, Vögeln und Säugern.

In Übereinstimmung damit ist die Tatsache, daß Hinterstrangkerne, wie sie bei den Säugern vorkommen, und die daraus entstehende mediale Schleife hier nicht zu sehen sind.

Zwar meint Wallenberg auf Grund der Tatsache, daß ein Teil der grauen Hinterhörner im Areal des Calamus scriptorius medial vom Nucl. spin. N. V. bleibt, daß wir in diesem medialen Teil der Hinterhörner eine Vorstufe der Hinterstrangskerne erblicken dürfen.

Dieses wäre jedenfalls eine sehr primitive Vorstufe, denn Wallenberg selber bemerkt „eine mediale Schleife aus den Hinterstrangkernen zum Thalamus und Hypotholamus habe ich bei Scyllium nicht degenerativ nachweisen können".

Der zentrale Verlauf der *viszerosensiblen Fasern* ist bis jetzt nicht genügend bekannt.

Die Ursprungszellen der *viszeromotorischen Fasern*, welche bei den Haien (nur noch teilweise oder ganz?) durch die Hinterwurzeln austreten, sind bis jetzt nicht genau lokalisiert. Von Lenhossek hat ihre Axonen in diesen Wurzeln nachgewiesen, indem er darin Achsenzylinder fand, welche an den Spinalganglienzellen vorüberziehen, also effektorisch sind.

Sie verlassen den Spinalnerven, zusammen mit viszerosensiblen Fasern, peripher vom Ganglion intervertebrale und bilden damit den Ramus communicans zum Intestinal-System. Ein sympathischer Grenzstrang kommt hier noch nicht vor. Die Rami communicantes bilden Geflechte, in denen periphere, sekundäre Ganglionzellen liegen, deren (postganglionäre) Neuriten sich an den großen Gefäßen und den Eingeweiden verästeln.

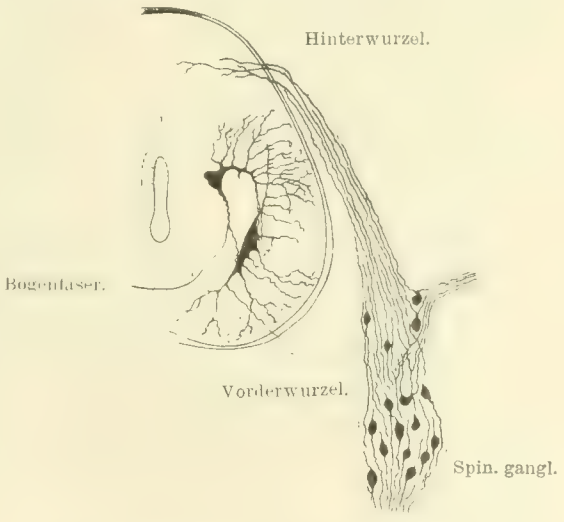


Fig. 65. Embryo von Spinax n. v. Lenhossek. Bogenfaserzelle und Vorderwurzelzelle. mit peripherer Dendritenverästelung.

Als Ursprungszellen von *sekundären, endogenen Bahnen des Rückenmarkes* findet man auch hier wieder zwei Zellarten: die Kommissur- oder Bogenfaserzellen und die Strangzellen.

Die *Bogenfaserzellen* (Fig. 65) liegen in der ganzen grauen Substanz, auch (wie bei den Zyklostomen) in den Vorderhörnern zwischen den motorischeu Zellen. Ihre Dendriten verästeln sich durch die ganze Breite des Rückenmarkes, (teilweise auch hinter dem Zentralkanal auf der kontrolateralen Seite: (Comm. protopl. posterior). Ihre Axonen, die His'schen Bogenfasern, verlaufen durch die vordere Kommissur, welche bei den Selachiern aus zwei Teilen besteht: ein Teil der direkt unterhalb des Zentralkanales verläuft, wie dies auch bei höheren Tieren der Fall ist, und ein

anderer Teil ventral davon, etwa auf der Mitte zwischen Zentralkanal und ventraler Peripherie. Letzterer wird als *Commissura accessoria* oder *Kommissur von* MAUTHNER bezeichnet und ist nicht überall gleich stark entwickelt; an gewissen Stellen kann sie fehlen.

Diese kreuzenden, ventralen Neuronen sind dieselben, welche wir bereits bei Amphioxus und den Zyklostomen fanden, und welche hier nach Kreuzung hauptsächlich frontalwärts verlaufen. Sie bilden die phylogenetisch älteste, sekundäre sensible Bahn des Markes, und insofern sie bis in die Oblongata aufsteigen, bilden sie die erste sensible Projektions-Bahn (wahrscheinlich der EDINGER'schen Bahn der Säuger analog) der vitalen Empfindungen.

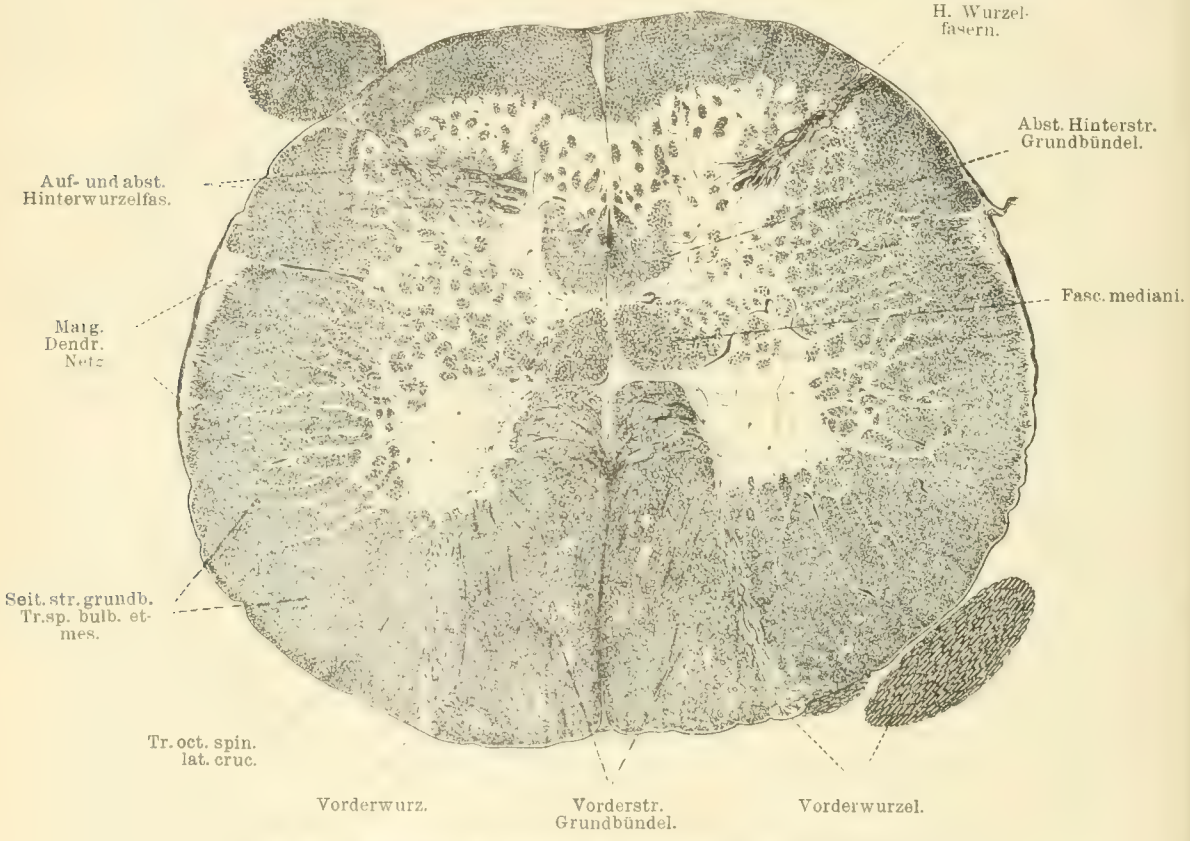


Fig. 66. Querschnitt durch das Rückenmark von Raja circolaris.

Nach einem kurzen Verlauf in dem kontrolateralen Vorderstrang steigen sie namentlich in dem *Seitenstrang* auf (Fig. 66). Wie weit sie reichen, ist nicht sicher festgestellt; aber wir dürfen wohl annehmen, daß ein Teil dieser sog. EDINGER'schen Fasern, namentlich diejenige aus dem Zervikalmark, die Oblongata, ja sogar das Mittelhirn erreicht, weil diese Abschnitte eine große Zahl von Fasern aus dem Rückenmarke und aus dem spinalen

Trigeminuskern (*spino-bulbäre und spinomesenzephale Fasern*) empfangen, welche bis in das Tectum opticum hineinreichen (siehe Kap. VIII).

Wallenberg fand, daß das Dorsalhorn des obern Halsmarkes, sowie der kaudalste Abschnitt des Kernes der spinalen V-Wurzel bei Scyllium, neben zahlreichen Reflexfasern zu motorischen Kernen, auch ventral kreuzende tektale Verbindungen besitzt. Vereinzelte degenerierte Fasern splittern augenscheinlich im Ganglion isthmi (Kap. VIII) auf.

Diese Fasern, welche nicht mit einer Schleife homologisiert werden dürfen, sind als Teile der obengenannten sekundär sensiblen Bahn Edinger's zu betrachten.

Bei den ungekreuzten Assoziationsbahnen, welche von den *Strangzellen* abgegeben werden, unterscheidet man zwei Sorten.

Die erste Art hat ihre Zellen in den Vorderhörnern und sendet ihre Axonen in den Vorderstrang derselben Seite: *Vorderstrang-Grundbündel.*

Die zweite Sorte hat ihre Zellen in den Hinterhörnern. Die dorso-laterale Gruppe der letzteren sendet ihre Axonen in die Seitenstränge (*Seitenstrang-Grundbündel*); eine dorso-medial Gruppe — aus größeren Zellen bestehend — sendet ihre Axonen in die Hinterstränge, und bildet das grobfaserige Bündelchen, welches hauptsächlich absteigt und den vordersten Abschnitt, fast den größten Abschnitt, der Hinterstränge ausmacht: *Hinterstrangrundbündel* (siehe Fig. 66).

Diese letztgenannten Zellen können Dendriten in die Commissura posterior senden, und beitragen zu der *Commissura posterior protoplasmatica.*

Eine Projektion der Rückenmarkssensibilität auf das Zerebellum ist bei den Haien bereits vorhanden, was in Verband mit dem beweglichen Charakter dieser Tiere nicht auffallend ist.

Diese Fasern, welche namentlich aus dem oberen Zervikalmark gleichzeitig entstehen, halten in der Oblongata eine laterale Lage inne und treten in den Corpus Cerebelli ein (vergl. Kap. VI). Sie erinnern in ihrem Verlaufe an die dorsale Kleinhirnbahn (Flechsig's) der höhern Wirbeltiere: *Tractus spino-cerebellaris dorsalis.*

Ob auch eine anterolaterale (Gowersche) Kleinhirnprojektion vorhanden ist, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen; jedenfalls wäre dieser Abschnitt nur klein (vergl. das Kapitel über das Kleinhirn).

Außerdem gibt es hier, wie mir scheint, im oberen Halsmark *spino-olivăre Fasern,* als äußere Bogenfasern verlaufend, deren Ursprung aber noch sehr unsicher ist.

Die in das Rückenmark *absteigenden Bahnen* und die infolgedessen auftretende Zephalisation der Körperbewegungen ist bei den Selachiern schon viel ausgeprägter als bei den Zyklostomen. Wie dort entstammen diese absteigenden Fasern namentlich der *Oblongata* und dem *Mittelhirn.*

Von der Oblongata her steigen Fasern ab, welche, teilweise dem Zerebellum entstammend, (*Tr. cerebello-motorius cruciatus et rectus*), teilweise aus den Octavo-lateralis-Kernen herrührend (*Tr. octavo-motorius cruc. et rectus*) einen bedeutenden Teil der Vorderstränge bilden.

Andere absteigende Elemente des Rückenmarkes sind Axonen der großen retikulären Zellen der Oblongata (vergl. auch Kap. VI).

Namentlich aus der Octavusregion kommen solche aus dem sog. ventralen Vestibularis-Kern (mihi, Nucl. tangentialis CAJAL's), welche (mit direkten Wurzelfasern des N. vestibularis verstärkt) den *Tr. vestibulo-spinalis medialis* [1]) bilden und ungekreuzt in den medialen Abschnitten der Seitenstränge absteigen.

Daneben gibt es solche in den Vorderseitensträngen, hauptsächlich gekreuzt: *Tr. vestibulo-spinalis lateralis cruciatus* WALLENBERG's.

So finden wir also, daß das Rückenmark dieser Tiere — außer einer Menge gekreuzter und ungekreuzter endogener Reflexfasern, eine sehr große Zahl von absteigenden Neuronen aus dem Zerebellum, dem Lobus Liniae lateralis und den Octavus-Kernen enthält und somit eine reiche statische Innervation besitzt, eine Einrichtung, die uns bei diesen beweglichen Tieren nicht wundern kann und die bereits bei den Zyklostomen durch die MÜLLER'schen Fasern angedeutet war.

Ob das Rückenmark auch direkte Reflexfasern aus dem *Tectum opticum* erlangt, ist nicht wahrscheinlich.

Wohl ist sicher, daß die deszendierenden tektalen Fasern durch die ganze Oblongata bis zum Anfang des Rückenmarkes absteigen, wo ihre Reflexe durch die retikulären Zellen der Oblongata weiter nach hinten geführt werden.

Dasselbe gilt für die Vorderhirn (Riech-) reflexe, oder besser gesagt für die Neuronen, die aus den Lobi inferiores Hypothalami bis zum Anfang des Rückenmarks absteigen (Pedunculi lobi inferioris, siehe Kap. VIII) und Reize aus dem Vorderhirn übermitteln.

Die *Hallsubstanz* im Rückenmark der Selachier zeigt im Vergleich zu den Zyklostomen zwar weitere Differenzierungen, aber im Vergleich zu Säugern doch noch relativ primitive Verhältnisse.

Als ein primitives Verhalten ist zu erwähnen, daß die Fortsätze der Ependymzellen noch die Peripherie des Markes erreichen, die Membrana limitans bildend.

Mit der Ausbildung von vielen intramedullären Gefäszen und des Myelins sehen wir hier aber auch eine reichliche Gliabildung auftreten.

Wirkliche (autonome) Gliazellen liegen hier sowohl in der grauen, als in der weißen Substanz (ERIK MÜLLER), aber zeigen doch noch manchmal ein primitives Verhalten, indem ihr peripherer Fortsatz fast stets der größte ist, dadurch ihre Herkunft von Ependymzellen deutlich demonstrierend. Nur in der direkten Umgebung des Zellkörpers sieht man einen bartartigen Saum von „sekundären" Ausläufern, welche den Anfang der Bildung der Spinzellen darstellen (LENHOSSEK).

Innerhalb des Zentralkanals ist auch bei den Plagiostomen der REISSNER'sche Faden sehr oft nachgewiesen. Vor kurzem hat NICHOLL ihm eingehende Untersuchungen gewidmet. Er nimmt mit DENDY an, daß der Grad der Traktion des Fadens von dem Tier perzipiert wird und daß dem Faden, dem er selber keine

[1]) Fasciculi mediani Stieda's (siehe Fig. 66).

Reizleitung zuschreiben möchte, in dieser Weise doch im Dienste des Nervensystems eine Rolle zukäme. Diese Deutung ist vorläufig unkontrollierbar.

Im Gegensatz zu den Zyklostomen enthält das Rückenmark der Plagiostomen *bindgewebige Septen*, welche zusammen mit Blutgefäßen darin vordringen. Namentlich die graue Substanz wird reichlich mit Blut versehen, die weiße Substanz viel weniger.

Die drei Hüllen des Rückenmarkes, welche wir bei den Säugern kennen: Pia, Arachnoidea und Dura, werden auch bei den Plagiostomen nur noch durch eine Membran vertreten, die *Meninx primitiva* STERZI's, und zwischen dieser Meninx und der Endorrhachis (Perichondrium) kommt auch hier ein lockeres *perimenigeales Gewebe* vor, welches meistens eine muköse Natur hat.

Das Rückenmark der Ganoïden und Teleostier.

Von dem *Rückenmark der Ganoïden und Teleostier* werde ich, um nicht in Wiederholungen verfallen zu müssen, hauptsächlich einige Unterschiede zu dem Verhalten bei den Plagiostomen erwähnen.

Das Rückenmark der Ganoïden ist demjenigen dieser Tiere noch sehr ähnlich.

Bei den Knochenfischen findet man erhebliche Differenzen.

An erster Stelle muß betont werden, daß das vordere Ende des Rückenmarkes der Knochenfische dem vordern Ende des Hai-Rückenmarkes nicht homolog ist.

Während wir bei den letztgenannten Tieren die *okzipitalen Nerven* fanden, welche durch den Schädel austreten und blosz Vorderwurzeln führen, fehlen diese bei den Knochenfischen, wo direkt hinter den Branchialnerven, ja teilweise innerhalb deren Region reine Spinalnerven mit kompletten, oft sogar sehr großen Hinterwurzeln vorkommen.

Die *Vorderwurzeln* dieser Nerven innervieren die vordere dorsale und ventrale Längsmuskulatur, teilweise sogar die Muskeln des Schultergürtels bezw. der Pektoralflossen.

Diese Reduktion des vordern Rückenmarks-Abschnittes der Teleostier, welche wir durch die Untersuchungen FÜRBRINGER's kennen, und welche in letzter Zeit eingehend von VAN DER HORST studiert wurde (vergl. Kapitel V), ist eine Folge des Reduktions-Prozesses an dem Übergang zwischen Schädel und Wirbelsäule, deren angrenzende Teile mehr aufeinandergedrängt sind, wobei die entsprechende Muskulatur und Nerven verloren gingen.

Durch die auximetamere Assimilation des Kraniums (vergl. S. 123) treten aber jetzt auch die ersten Rückenmarkswurzeln durch den Schädel aus.

Während diese Reduktion, soweit bekannt, allen Teleostiern eigen ist, und bereits bei den Knochenganoïden auftritt (SCHREINER), kommt bei einigen Teleostiern auch eine *kaudale Regression* vor (Plektognathen (Diodon, Tetrodon, Orthagoricus mola) und Lophius) welche uns einen interressanten Blick auf die Einflüsse gibt, welche die Form des Rückenmarkes beherrschen.

Während bei den Ganoïden und vielen Teleostiern (siehe Fig. 67)

das Rückenmark sehr lang ist und sich durch den ganzen Vertebralkanal ausdehnt, finden wir bei einigen Teleostiern eine erhebliche Verkürzung

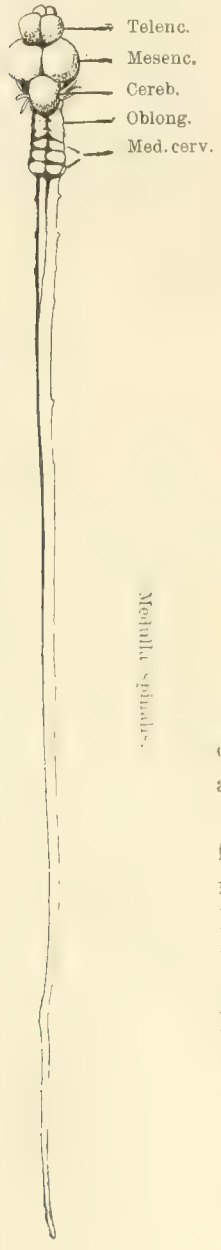


Fig. 67 A.
Trigla hirundo.

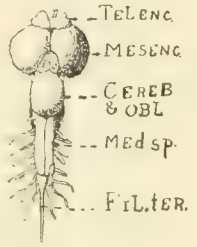


Fig. 67 B.
Hirn und Rückenmark von Orthagoriscus nach Entfernung der Cauda equina. N. BELA HALLER. Man beachte die Kürze des Ruckenmarks.

Fig. 67 C. Hirn und Rückenmark von Orthagoriscus mola mit Cauda equina in Situ. Präparat des Instituts.

des Rückenmarkes, wovon namentlich Orthagoriscus, aber auch Lophius, ein Beispiel gibt.

Öffnet man den Vertebralkanal dieser Tiere, dann findet man ihn augenscheinlich in derselben Weise mit Rückenmark angefüllt wie bei andern Teleostiern. Nur wird man von dem streifigen Charakter desselben überrascht (Fig. 67 C).

Beim Herauspräparieren zeigt sich, daß das eigentliche Rückenmark nur einen kleinen Teil dieser Substanz bildet (Fig. 67 B, nach HALLER) und daß also der weitaus größte Teil des Vertebralkanals mit längsverlaufenden Wurzelfasern gefüllt ist, einer enormen *Cauda equina*, worin sich in der Mitte das Filum terminale des Rückenmarkes als feiner Faden zurückfinden läßt, wie Fig. 68 von LOPHIUS zeigt.

Da die Verbindung der dorsalen und ventralen Nervenwurzeln außerhalb der Wirbelsäule stattfindet, wo auch das Ganglion liegt, wird der verlängerte Abschnitt der Dorsalwurzeln nur von dem zentralen Fortsatz der Spinalganglien gebildet.

Die Ursache dieser auffallenden Verkürzung des Rückenmarkes ist bis jetzt nicht sicher nachgewiesen.

Wir werden bei der Besprechung der Rückenmarke höherer Tiere sehen, daß die Inkongruenz zwischen Rückenmark und Vertebralkanal im allgemeinen durch zwei Faktoren verursacht wird:

1. durch die Reduktion oder den völligen Verlust kaudaler Körperabschnitte (des metameren Schwanzes z. B.), wodurch die sakralen Rückenmarkssegmente atrophieren, und

2. durch ein Weiterwachsen der Wirbelsäule (in Verband mit der Ent-

Fig. 68. Querschnitt durch das hintere Rückenmarksende und Cauda equina, v. Lophius piscatorius. Man beachte den geringen Umfang der Hinterwurzeln in Vergleich zu den Vorderwurzeln.

wicklung des Beckengürtels), wenn das Rückenmark bereits seine größte Länge erreicht hat.

Von diesen Faktoren kann bei den plektognathen Fischen die zweitgenannte Ursache wegfallen, weil von einer besonderen kaudalen Verlängerung der Wirbelsäule hier nicht die Rede ist, namentlich nicht in deren hinterem Abschnitt.

Im Gegenteil finden wir, daß gerade bei den genannten Fischen die hintere Region des Körpers der Vorderregion erheblich nachsteht, sodaß vielmehr der erstgenannte Faktor hier einen Einfluß auf den eigentümlichen Bau des Rückenmarkes hat, insofern das kaudale Innervationsgebiet dadurch erheblich verringert ist.

Interessant ist dabei, daß die kaudalen sensiblen Wurzeln viel dünner sind als die motorischen Wurzeln (Fig. 68), während die frontalen sensiblen Wurzeln hypertrophieren [1]) (s. S. 141).

Ob hierbei noch andere Faktoren eine Rolle spielen, ist bis jetzt unbekannt.

Obschon bei den Teleostiern die Vorder- und Hinterwurzeln sich konstant vereinen zu einem gemischten Nerven, findet man hier doch oft eine gewisse Inkongruenz in dem Austritt der *vordern* und *hintern Wurzeln*, wenn auch weniger ausgeprägt als bei niedern Wirbeltieren.

Die Vorderhörner reichen bei den Teleostiern meistens ventraler als bei den Plagiostomen, was mit einem erheblicheren neurobiotaktischen

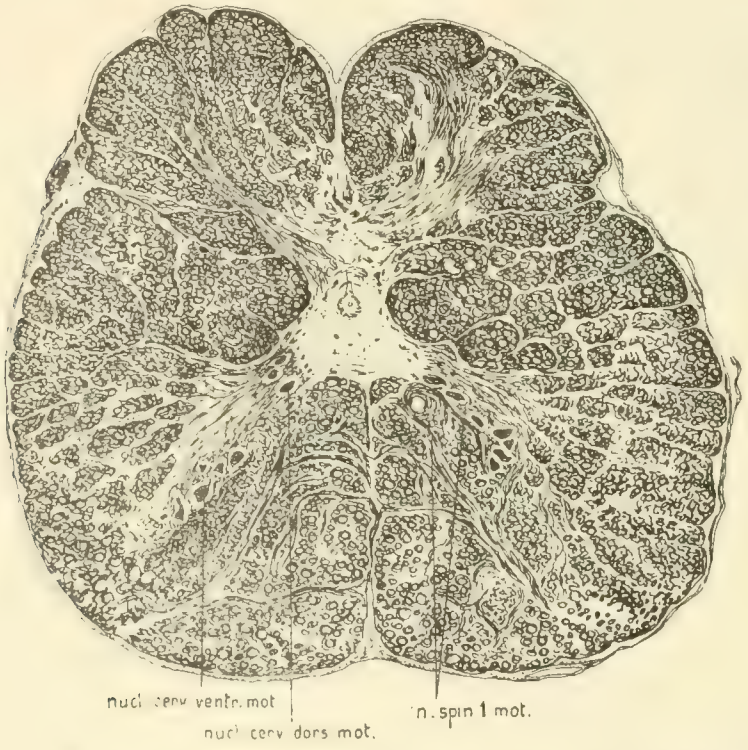


Fig. 69. Das Rückenmark von Salmo fario auf dem Niveau des 1sten Spinalnerven. H. VAN DER HORST.

Einfluß ventraler Fasersysteme zusammenhängt, wie er sich auch für die somatomotorischen Oblongatakerne dieser Tiere nachweisen läßt (Kap. V).

Eine Vergleichung von Fig. 66 mit Fig. 69 und 70 zeigt diese Differenz aufs deutlichste.

[1]) Die frontale Hypertrophie und kaudale Atrophie der Sensibilität hängt wahrscheinlich mit der Lebensart dieses Tieres zusammen, weil es oft mit dem Schwanz unter dem Sande verborgen liegt.

Außerdem sind bei manchen Teleostiern im obern Zervikalmark deutlich zwei Gruppen von motorischen Vorderwurzelzellen zu unterscheiden, eine dors(omedi)ale und eine ventr(olater)ale Gruppe (Fig. 69 und 70).

Möglicherweise innerviert die letztgenannte die Flossen, während die dorsomediale Gruppe, welche sich sehr gleichmäßig durch die ganze Rumpfregion fortsetzt und deren Zellen manchmal kleiner sind, Rumpfmuskulatur innervieren dürfte.

Die Dendriten der motorischen Zellen dehnen sich bei den Teleostiern nicht so weit peripher zu einem *marginalen Dendritennetz* aus, wie bei den Plagiostomen.

Doch verästelt die Mehrheit derselben sich in der weißen Substanz.

Ein Teil der Dendriten bildet auch hier eine *Commissura protoplasmatica anterior*, indem sie sich bis auf die andere Seite ausdehnen, während andere Dendriten sich wieder in die Richtung des Hinterwurzeleintrittes begeben und direkte sensitivo-motorische Reflexe übermitteln dürften.

Die *Vorderwurzelfasern*, die Achsenzylinder dieser Zellen, verlaufen meistens eine Strecke — in kaudaler Richtung — in dem ventrolateralen Strang, worin sie vor ihrem Austritt Kollateralen abgeben können.

Eine besondere Art motorischer Wurzelzellen sind die *elektrischen Zellen* von Malapterurus und Gymnotus electricus.

Während bei den elektrischen Plagiostomen (Torpedo) das elektrische Organ sich aus der Kiemenmuskulatur differenziert und dementsprechend von Branchialnerven innerviert wird, ist das elektrische Organ der erwähnten Teleostier aus der Rumpfmuskulatur, oder der Rumpfhaut hervorgegangen und wird es von Rückenmarksnerven innerviert.

Bei *Malapterurus electricus* ist jederseits nur eine große elektrische Zelle vorhanden, im oberen Abschnitte des Markes. Aus dieser geht eine dicke stark markhaltige Nervenfaser zu dem elektrischen Apparat der Haut hervor.

Beim *Zitteraal, Gymnotus electricus*, bestehen dagegen mehrere elektrische Zellen. Fast die ganze graue Substanz auf dem Niveau der elektrischen Nerven wird dort eingenommen von großen multipolaren Zellen, die zur Hauptsache dorsolateral vom Zentralkanal liegen (Fritsch).

Auch *Mormyrus* ist als elektrischer Fisch beschrieben worden. Der Nerv, welcher das elektrische Organ dieses Tieres innerviert, ist die ventrale Wurzel des 3. Spinalnerven (Bilharz, Stendell), welche ebenfalls wie diejenige von Gymnotus ein Rumpfmuskelderivat innerviert.

Bei den Teleostiern verläuft auch ein Teil (C. J. Herrick) der *viszeromotorische Fasern* durch die Vorderwurzeln, obwohl die Hinterwurzeln auch hier noch von Axonen durchzogen werden, deren Ursprungszellen offenbar zentral liegen, vielleicht in dem parazentralen Grau des Rückenmarkes (sympathische Wurzelzellen).

Der zentrale Verlauf der *viszerosensiblen Fasern* ist ungenügend ermittelt; es ist jedoch wahrscheinlich, daß sie die feinern Elemente der *Hinterwurzeln* bilden, die eine mehr zentrale Endigung aufweisen.

Peripher vom Spinalganglion, wo die Vorder- und Hinterwurzeln vereint verlaufen, verlassen die viszeralen Fasern den Spinalnerven und treten mittels der *Rami communicantes* (praeganglionares) in ein Knotengeflecht über, welches hier zuerst eine Anordnung zu einem *Grenzstrang* aufweist.

Aus den Ganglien jenes Grenzstranges gehen die postganglionären Fasern zu den Gefäßen und Eingeweiden.

Die *somatosensiblen* Elemente der Hinterwurzeln gehen bei vielen Teleostiern sowohl aus den üblichen extramedullären (teilweise noch bipolaren) spinalen Ganglien hervor, als auch aus sensiblen Zellen, welche ihren Platz innerhalb des Rückenmarkes, wie bei den Zyklostomen, oder direkt oberhalb desselben haben.

Solche primitiven *intra- und supramedullären Ganglienzellen* [1]) kommen

[1]) Ich lasse hier eine Liste folgen, in welcher die Tiere, bei denen diese Zellen bis jetzt nachgewiesen wurden, und die Namen der Untersucher, welche sie dort auffanden, so vollständig wie möglich wiedergegeben sind. Bei einzelnen dieser Tiere (mit einem Sternchen bezeichnet) kommen die Zellen (wie bei Plagiostomen) nur in larvalem Zustande vor.

Ordnung I. Acanthopterygii:
Fam. Percidae: Perca fluviatilis (KOLSTER). Labrax*.
Fam. Scorpaenidae: Scorpaena, Hemitripterus. (TAGLIANI.)
Fam. Sciaenidae: Corvina nigra. (TAGLIANI.)
Fam Batrachidae: Batrachus. (TAGLIANI.)
Fam. Pediculati: Antennarius histrio, Lophius piscatorius. (FRITSCH, KAPPERS), und bei allen andern Pediculaten. (DAHLGREN).
Fam. Cottidae: Trigla (?), COTTUS.
Fam. Cataphracti: Peristetus (TAGLIANI) Dactylopterus (TAGLIANI).
Fam. Discobali: Cyclopterus lumpus.
Fam. Gobidae: Callionymus lyra.
Fam. Blennidae: Zoarces vivipara.

Ordnung II. Acanthopterygii pharyngognathi:
Fam. Labridae: Ctenolabrus pavo (JOHNSTON); Ctenolabrus adspersus (SARGENT).

Ordnung III. Anacanthini:
Fam. Gadidae: Lota (?)
Fam. Ophidiidae: Fierasfer homei (?)
Fam. Pleuronectidae: bei allen (DAHLGREN).

Ordnung IV. Physostomi:
Fam. Cyprinidae: Rodeus * (STUDNIČKA), Catostomus (JOHNSTON).
Fam. Salmonidae: (HARRISON) Salmo salar *, Salmo fario * (ROHON, v. GEHUCHTEN)-Coregonus adspergus und C. albus (JOHNSTON).
Fam. Symbranchidae: Monopterus, Symbranchus.

Ordnung V. Lophobranchii:
Fam. Syngnathidae: Syngnathus, Hippocampus.

Ordnung VI. Plectognathi:
Fam. Sklerodermi Balistes (TAGLIANI), Gymnodontes, Tetrodon (HALLER).
Orthagoricus mola (TAGLIANI und HALLER).

Außerdem sind die betreffenden Zellen in larvalem Zustande nachgewiesen bei einigen Ganoiden (Acipenser v. KUPFFER und Lepidosteus (BEARD)) und bei den Dipnoi (Protopterus; (BURCKHARDT)).

u. A. bei Lophius piscatorius vor (Fig. 70), wo sie von FRITSCH entdeckt wurden.

Die Zellen können sich fast über das ganze Rückenmark ausdehnen, häufen sich jedoch meistens auf dem frontalen Abschnitt desselben, wo sie größtenteils *auf* dem Rückenmarke und unterhalb der Meninx liegen, jedoch auch innerhalb desselben, direkt dorsal oder kaudal von der hintersten Spitze des motorischen Vaguskernes, dorsal vom Zentralkanal. Auch können sie sich bis in die Oblongata selber ausdehnen, wo sie dann oberhalb des motorischen Vaguskernes liegen (Tetrodon).

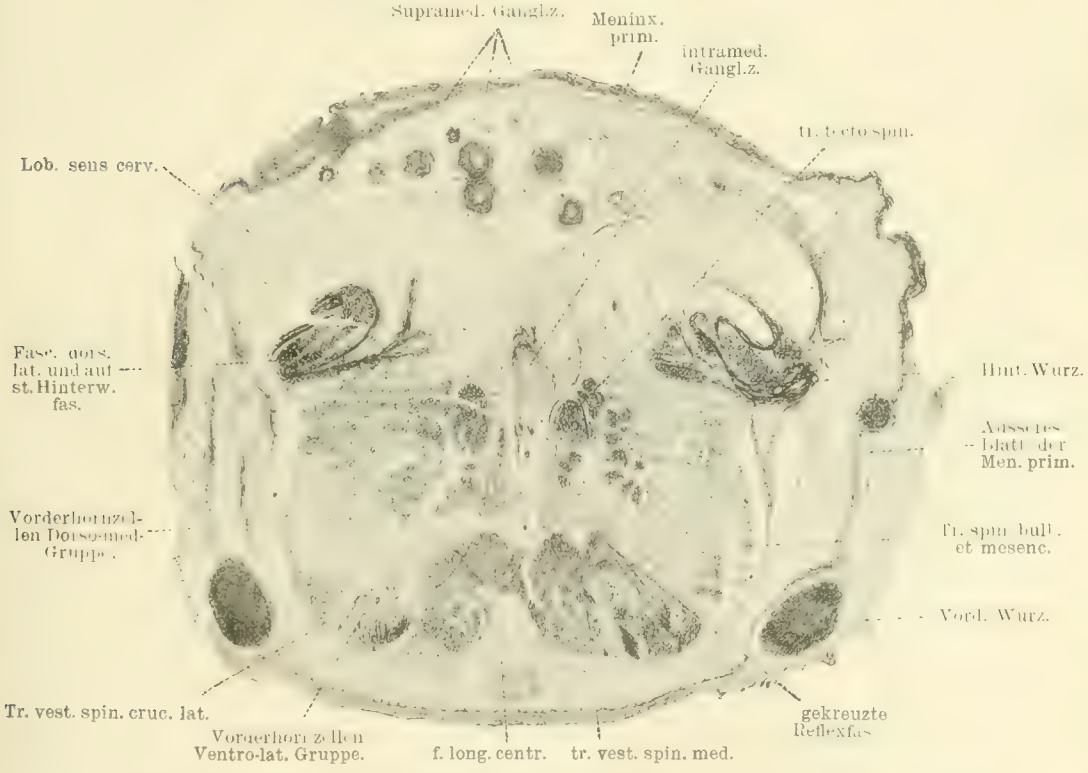


Fig. 70. Querschnitt durch das obere Zervikalmark von Lophius piscatorius.

Die Zellen können sehr groß sein, wie bei Lophius, wo endozelluläre Kanälchen vorkommen, welche vielleicht als Lymphkapillare zu deuten sind (STUDNIÇKA).

Im allgemeinen haben sie eine rundliche oder ovale Form und können sie mit einem ganz kurzen Dendritennetz, oder auch mit einer Art von *Membrana fenestrata*, umgeben sein, wodurch die Ähnlichkeit mit den extramedullären Spinalganglienzellen der Teleostier (Fig. 9) noch größer wird.

Da auch die Spinalganglienzellen in den Intervertebralganglien der Teleostier eine erhebliche Größe erreichen können, ist die Übereinstimmung dieser Zellen mit den extramedullären Ganglienzellen evident.

Man kann den zentralen, marklosen Ausläufer dieser intra- und supramedullären Zellen (den Neuriten) sehr deutlich (namentlich bei Antennarius und Tetrodon) in einem dorsolateral liegenden Bündel des Rückenmarkes nach dem Grau des spinalen Trigeminuskernes aufsteigen sehen, in dessen Richtung auch ein Teil der zentralen Ausläufer der Spinalganglienzellen zieht (die eigentlichen Hinterwurzeln des Zervikalmarkes).

In letzter Zeit ist es auch gelungen, den peripheren Ausläufer der intra- und supramedullären Zellen bis in die Haut zu verfolgen [1]), sodaß die sensible Natur der Zelle damit gesichert ist (JOHNSTON).

Wir finden hier also, im Gegensatz zu den Zyklostomen und Plagiostomen, eine extramedullare Verlagerung dieser Zellen in der Richtung des Reizes, d. h. in der Richtung der Peripherie.

Die teilweise supramedulläre Lage, welche zweifellos sekundär entstanden ist, kann durch neuro-biotaktische Einflüsse erklärt werden.

Die Persistenz der ROHON-BEARD'schen Zellen bei manchen Knochenfischen, nach dem larvalen Leben, ist wohl der einzige Moment, wodurch ihr Nervensystem ein primitiveres Verhalten zeigt als die Selachier.

Die von ihnen übermittelte Sensibilitätskomponente ist vorläufig unbekannt. Sie gehört jedenfalls zu den primitivsten Sensibilitätskomponenten (vergl. hierzu die Amphibienlarven, wo ihre Funktion besser bekannt ist). Auch die von den *Spinalganglienzellen* übermittelten Empfindungen dürften kaum, oder nicht über die vitalen Sinne, der nicht scharf lokalisierbaren Berührungen des Schmerzes, der groben Temperatur- und der chemischen Empfindungen hinausgehen. Jedenfalls sind auch hier bis jetzt keine zusammengesetzten Endkörper gefunden. Ihre peripheren Wurzelareale überdecken sich nach v. RIJNBERK etwa um die Hälfte (Pleuronectes).

Bezüglich der *zentralen Verbindungen der Spinalganglienzellen* liegt hier nicht genau dieselbe Sachlage vor, wie bei den Selachiern.

Die *Hinterwurzeln* treten etwas seitlich von der grauen Substanz der Hinterhörner ein und teilen sich namentlich in dem hinteren Abschnitt der *Seitenstränge*, in auf- und absteigende Äste.

Direkte Reflex- oder sensitivo-motorische Kollateralen (zu den Vorderhornzellen) geben sie bei den Teleostiern nicht ab, was nicht befremdend ist, weil ein Teil der Dendriten der Vorderwurzelzellen noch in die Hinterhörner reicht (s. o.).

Spärliche Kollateralen nach dem Hinterhorn der andern Seite sind aber nachgewiesen (MARTIN, RETZIUS, VAN GEHUCHTEN).

Der laterale Verlauf der aufsteigenden (und absteigenden) Äste der Hinterwurzelfasern ist bei den Teleostiern sehr ausgeprägt (vergl. Fig. 70).

Durch diesen überwiegenden Verlauf in den Seitensträngen sind die Hinterstränge nur spärlich entwickelt und liegen die Hinterhörner einander

[1]) Ein Seitenzweig für die Muskelsensibilität, wie bei Plagiostomen und Amphibien ist bis jetzt bei Teleostiern nicht nachgewiesen.

so nahe, daß die graue Substanz hier noch mehr den Eindruck eines umgekehrten Ypsilons (λ) macht als bei den Plagiostomen (siehe Fig. 69).

Die geringe Fasermasse, welche sich zwischen denselben befindet, besteht wie bei den Selachiern hauptsächlich aus sekundären Neuronen, von denen die meisten einen deszendierenden Charakter haben.

Bei denjenigen Tieren, bei denen die oberen Zervikalwurzeln besonders entwickelt sind, ist die Anhäufung der Wurzelfasern in den Seitensträngen dort sehr auffallend. (vergl. Fig. 70).

Man findet dort dorsale Anschwellungen, von denen wohl zu betonen ist, daß es sich dabei nicht handelt um frontale sensible Kerne für aufsteigende Hinterwurzelfasern *aus dem ganzen Rückenmark*, wie bei den GOLI-'schen und BURDACH'schen Kernen der Säuger, sondern um *rein lokale* Anschwellungen für die zervikale Sensibilität.

Beispiele solcher lokalen Anschwellungen sind namentlich bei Lophius und Trigla zu finden, wo die ersten sensiblen Zervikalnerven durch ihre enorme Hypertrophie zu einer erstaunlichen Vergrößerung der frontalen Abschnitte der Dorsalhörner Anlaß geben.

Bei Lophius [1]) ist es nur *ein* Lobus sensibilis, welcher sich dadurch bildet (Fig. 70). In diesen enden der erste Zervikalnerv und die absteigende Trigeminuswurzel. Ersterer versorgt die stark vermehrte Sensibilität der vordern Flossen, letztere den enormen Kopf dieses Tieres.

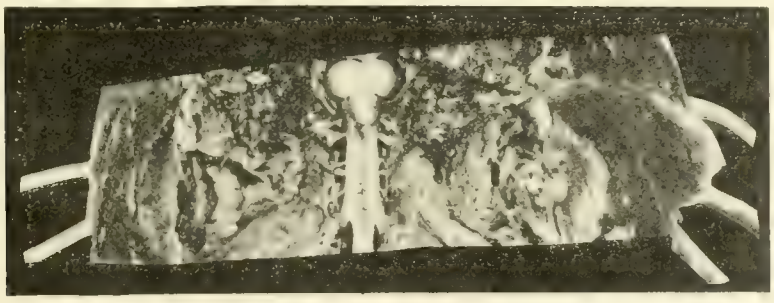


Fig. 71. Präparat des Gehirnes und des Zervikalmarkes eines Trigla hirundodem links ein Tasterfehlte. Man beachte die Abwesenheit der hinteren linken Zervikalmarkausschwellung. Praep. des Anatom. Museums.

Bei Trigla (Fig. 67 A) findet man drei Paar Höcker im obern Zervikalmark, deren rein lokale Bedeutung bereits daraus hervorgeht, daß sie korrespondieren mit den oberen drei Zervikalnerven, welche die drei freien Flossenstrahlen, die sich zu Tastorganen differenziert haben, innervieren.

Daß die Sensibilität dieser Tastorgane dort lokalisiert ist, wird in klarer Weise durch ein Exemplar (Fig. 71) bewiesen, wo an der linken

[1]) Vergl. hierzu die Fußnote auf S. 136.

Seite der kaudalste der drei Flossenstrahlen und dementsprechend auch der hinterste Höcker an derselben Seite atrophisch ist (Foto, nach einem Präparate Bolk's).

Bei diesen Tieren — wie Lophius und Trigla — ist auch das laterale Wurzelbündel auf diesem Niveau sehr stark (Fig. 70) und kann es Anlaß geben zu einer seitlichen Anhäufung grauer Substanz, die wegen der Aufnahme der aufsteigenden lateralen Wurzelfasern als *Nucleus funiculi lateralis* bezeichnet ist (Herrick).

Auch dieser Kern ist nicht einem Hinterstrangkern der Säuger homolog, weil die aus ihm hervorgehenden sekundären Bahnen wesentlich anderer Natur sind, als die aus den Hinterstrangkernen der Säuger.

Die *sekundären Bahnen im Rückenmarke der Knochenfische* können im allgemeinen in gekreuzte und gleichseitige Neuronen unterschieden werden.

Die Ursprungszellen der erstgenannten sind *Kommissurzellen*, welche die ältesten sekundären Neuronen bilden.

Die Axonen dieser Zellen verlaufen nach Kreuzung in der Commissura anterior in den Vorder- und Vorderseite-Strängen der andern Seite, namentlich in demjenigen Abschnitt des *Fasciculus longitudinalis centralis* [1]), der zwischen der eigentlichen Commissura anterior und der Commissura ant. accessoria liegt. Viele dieser Fasern dichotomisieren sich dort in einen aufsteigenden und absteigenden Ast.

Die meisten davon dehnen sich wohl nur innerhalb des Rückenmarkes selber aus.

Es gibt darunter aber auch Fasern, welche erst eine Strecke weit in dem gekreuzten Vorderstrang und dann in den Seitenstrang verlaufen und in die Oblongata reichen (v. Gehuchten), so einen *Tractus spino-bulbaris cruciatus* bildend.

Es handelt sich hierbei offenbar nur um die sekundär sensible Bahn Edinger's, welche die primitiven Sensibilitätsempfindungen (Schmerz, Temperatur und einfacher Berührungssin [2])) führt.

Auch ein *Tr. spino-mesencephalicus* (Fig. 70) dürfte aus solchen Zellen hervorgehen.

Die *gleichseitigen endogenen Fasern* des Rückenmarks, die *Strangzellen*, liegen ebenfalls in der ganzen grauen Substanz verbreitet. Ihre Dendriten wie die der Kommissurzellen dehnen sich teilweise durch die Commissura protoplasmatica posterior auf die kontrolaterale Seite aus. Ihre Axonen

) Das Bündel, welches in der Oblongata seine Lage dorsal, direkt unterhalb des Ventrikelbodens hat (daher F. l. dorsalis oder posterior), liegt im Rückenmark in dessen ventraler Hälfte (daher auch wohl F. l. ventralis). Man nennt es am besten Fasc. long. centralis, wegen seiner zentralen Lage, sowohl in der Oblongata als im Rückenmark.

[2]) Auch bei den Säugern (namentlich beim Menschen) ist von Mann, Petren u. anderen konstatiert, daß die sekundäre Bahn der primitiven Sensibilität von dem Vorderstrang in den Seitenstrang übergeht, also bajonettförmig verläuft

ziehen teilweise in die Vorder- und Hinterstränge, größtenteils aber in die Seitenstränge.

Ähnliche *Kommissur- und Strangzellen* bilden bei denjenigen Tieren, bei denen eine erhebliche lokale Vermehrung der zervikalen Sensibilität auftritt (s. o.), den oberwähnten *Nucleus funiculi lateralis* seitlich von dem Grau der Hinterhörner.

Seine Zellen empfangen außerhalb der Wurzelfasern Schaltneuronen aus den Hinterhörnern. Wie aus den Hinterhörnern gehen aus ihm gekreuzte Bahnen zum Mittelhirn und kürzere Reflexbahnen zu der Formatio reticularis der Oblongata und (deszendierend) zu den naheliegenden Ventralhörnern. Homolateral zieht aus diesem Kern eine mächtige spinozerebelläre Bahn, *Tr. spino-cerebellaris dorsalis* zum Kleinhirn (Herrick) [1]).

Aus diesem Verhalten geht hervor, daß die grauen Massen im oberen Zervikalmark der Knochenfische nichts mit den Goll'schen und Burdach'schen Kernen, wie wir sie bei den höhern Wirbeltieren antreffen, gemein haben, sondern daß sie, wegen der Abgabe von Reflexbahnen nach motorischen Zentren und als Ursprungsstelle spino-mesenzephaler und spino-zerebellärer Neuronen, durchaus als Hinterhornteile zu betrachten sind. Dasselbe gilt für den spinalen Trigaminuskern.

Bei diesen Teleostiern ist also die frontale Projektion der primitiven, vitalen oder protopathischen Sensibilität (s. S. 34 und 35) besonders stark ausgebildet.

Die aus frontaleren Gebieten nach dem Rückenmark *absteigenden Neuronen* sind teilweise dieselben wie bei den Haien, mit dem Unterschiede, daß die in dem Fasciculus longitudinalis centralis verlaufenden, absteigenden Fasern bei den Selachiern überwiegen, während wir bei den Teleostiern, namentlich in dem ventrolateralen Strange, sehr mächtige absteigende vestibuläre Bahnen finden — wie den *Tractus vestibulo-spinalis cruciatus late-*

[1]) Die Verhältnisse in dieser Gegend sind besonders von Herrick an einer amerikanischen Trigla-Art (Prionotus carolinus) sehr eingehend studiert worden.

Dieses Tier hat, wie die obenerwähnte europäische Form, drei feste Flossenstrahlen, welche von den drei ersten sensiblen Zervikalnerven innerviert werden.

Es hat aber nicht 3 Lobi sensibiles an jeder Seite des Zervikalmarkes, sondern 6, welche sich jedoch auch in 3 Gruppen ordnen lassen.

Der erste Lobus nimmt die deszendierende Trigeminuswurzel, somatische Wurzelfasern des Vagus und den ersten Zervikalnerven auf; die darauf folgenden beiden zusammengehörigen (2. und 3.) Lobi nehmen den zweiten sensiblen Zervikalnerven auf und die drei letzten Lobi (4, 5. und 6.) den dritten sensiblen Zervikalnerven. Die zu einander gehörenden Lobi sind durch Fasciculi proprii verknüpft und weisen überdies Kommissursysteme auf, welche frontal in den somatischen Abschnitt der Commissura infima übergehen.

Der Dorsalstrang des Rückenmarkes dieses Tieres besteht nun hauptsächlich aus sekundären, deszendierenden Fasern dieser Lobi, und auch der ventro-laterale und namentlich der dorso-laterale Strang ist erheblich durch deszendierende Fasern dieses Gebietes — namentlich der hintersten Anschwellungen-verstärkt.

valis WALLENBERG's u. A., die auch wohl für die mehr ventrale Lage der Vorderhornzellen verantwortlich sind (Fig. 70).

Eine ähnliche Bahn, aber ungekreuzt, verläuft im ventralen Abschnitt des Vorderstranges kaudalwärts: *Tr. vestibulo-spin. medialis.*

Wir haben diese ventraleren Bahnen auch schon bei den Selachiern gefunden; dort traten sie aber in Größe sehr hinter den dorsaler liegenden Systemen des zentralen Längsbündels zurück.

Auch hier fehlen jene Systeme nicht und verlaufen darin viele Fasern aus den retikulären Kernen der Oblongata in das Rückenmark.

Nach BARTELMEZ verlaufen dieselben gekreuzt und ungekreuzt in medialen Längsbündeln kaudalwärts, und begleitet ein Teil derselben die großen MAUTHNER'*schen Fasern* (vergl. Kap. IV) bis an die Stelle, wo diese um die motorischen Kerne des Schwanzes enden.

Mittels dieser retikulären Kernen werden optische und statische Reize sowohl wie Empfindungen der Kopfsensibilität und des Geruchs den Bewegungszentren des Rückenmarkes übermittelt.

Ein Unterschied zwischen den Selachiern und den Knochenfischen liegt namentlich darin, daß sich bei den letzteren *absteigende Geschmacksbahnen* finden. Bei denjenigen Tieren, welche viele Geschmacksbecher auf dem Körper haben, namentlich bei den Gadiden, wo diese auf den Brustflossen vorkommen (HERRICK) ziehen sekundäre und tertiäre Geschmacksbahnen teilweise in dem zentralen Längsbündel, und ventrolateral davon in das Zervikalmark, wo sie teilweise in Korrelation treten mit Tastempfindungen der jenigen Körperabschnitte, auf denen die Geschmacksbecher sich befinden, teilweise sofort zu den motorischen Zentren ziehen. Da die Geschmacksnerven alle Kopfnerven sind (Kap. III), ist hierdurch eine stärkere Zephalisation der Rückenmarksreflexe als bei den Plagiostomen vorhanden.

Die Untersuchungen von RETZIUS, MARTIN und VAN GEHUCHTEN über die *Hüllsubstanz* des Rückenmarkes dieser Tiere wurden nur an embryonalem Material angestellt und bewiesen die Anwesenheit von Radiärfasern von *Ependymzellen*, deren Körper dem Zentralkanal naheliegt, während ihr trompetformiger Fortsatz — mit reichlichen Seitenfortzätzen versehen — bis zur Peripherie reicht.

Autonome *Gliazellen*, also Astrozyten d. h. solche Zellen, deren Körper nicht in der Nähe des Zentralkanals bleibt, waren in diesen Stadien noch nicht nachweisbar. Es ist aber seit den Untersuchungen von KOLSTER, ERIK MÜLLER und MARENGHI (S. 48) nicht zu bezweifeln, daß bei ausgewachsenen Tieren ein höheres Stadium der Hüllsubstanz (*Gliazellen*) vorliegt, ähnlich wie bei den Haien.

Die *Rückenmarkshüllen* sind (STERZI) bei den Teleostiern denjenigen der andern Fische im Prinzip ähnlich. Es handelt sich hier um eine einzige Meninx primitiva, welche durch ein sehr loses perimeningiales Gewebe von der Endorrhachis getrennt ist.

Das perimeningeale Gewebe ist bei den Teleostiern adipöser Natur.

Die Meninx primitiva selber kann manchmal in zwei Blätter geteilt werden, ein äußeres mehr oder weniger pigmentiertes Blatt, welches aus flachen Zellen besteht und ein inneres Blatt (vergl. Fig. 70).

In der Meninx kommen verdickte Stränge vor, welche sich als *Ligamentum*

ventrale mit der Endorrhachis an der Stelle der ersten 5 bis 8 intervertebralen Gelenke verbinden, und ein *Ligamentum laterale*, welches sich zwischen Vorder- und Hinterwurzeln anheftet und sich stellenweise durch den perimeningialen Raum mit der Endorrhachis verbinden kann (STERZI).

Die Meninx primitiva enthält zahlreiche Gefäße, welche (von Septen begleitet) in das Rückenmark, namentlich in die graue Substanz desselben, eindringen.

Das Rückenmark der Amphibien.

Die Teleostier bilden einen Seitenzweig in der Reihe der Wirbeltiere.

Was die phylogenetische Entwickling des Rückenmarkes betrifft, schließen sich die *Amphibien* in manchen Hinsichten viel mehr den Haien an als den Knochenfischen, wie bereits von v. LENHOSSEK bemerkt wurde, und wie ich selbst auch für die Oblongata und das Vorderhirn betont habe.

Der Anschluß dieser Tiere, namentlich der geschwänzten Amphibien, an die Plagiostomen ist ein so markanter, daß ich mich hier kurz fassen kann.

Ehe ich zu der Beschreibung des Rückenmarkes der schwanzlosen Amphibien übergehe, werde ich einiges über die sehr primitiven Verhältnisse, wie sie bei den *Larven* der geschwänzten Amphibien gefunden werden, mitteilen, weil diese Verhältnisse von allgemein biologischer Bedeutung sind und gewisse Strukturverhältnisse besser beleuchten.

Wie bei den Plagiostomen (und im Gegensatz zu den Teleostiern und Zyklostomen) legt sich das Rückenmark der Amphibien als eine von Anfang an offene Röhre mit einem weiten Zentralkanal an (vergl. Fig. 201). In diesem Kanal kann bei weiterer Entwicklung ein Sulcus limitans die dorsale, primär sensible Flügelplatte von der ventralen primären motorischen Grundplatte trennen.

Eine metamere Einteilung läßt sich aber nach Schließung des Rohres nicht sehen.

Die Zahl der Wurzeln bei den geschwänzten Amphibien ist sehr groß, auch bei der Larve, aber sowohl die Vorderwurzeln als die sensiblen Hinterwurzeln bei der Larve weisen große Unterschiede gegenüber dem Zustande auf, wie er in ausgewachsenen Tieren gefunden wird, indem das erste sensible Neuron bei den Larven (COGHILL), nur von transitorischen sog. ROHON—BEARD'*schen Zellen* gebildet wird, wie wir sie bereits bei Plagiostomen und, bleibend, bei den Teleostiern und Zyklostomen kennen gelernt haben.

Diese großen sensiblen Ganglienzellen liegen hier in der dorso-lateralen Seite der Medulla und senden einen Dendriten peripherwärts, welcher sich verzweigt und teils der Haut-, teils der Muskelsensibilität dient (Fig. 72).

Der Axon dieser Zelle (A. B. Fig. 72 A) verläuft frontalwärts in einem dorsolateralen Bündel, das mit *Bogenfaserzellen* korrespondiert, die in dem jüngsten Stadium der Entwicklung der Reflexe bloß auf der Grenze von Rückenmark und Oblongata vorkommen (Fig. 72 B), später jedoch auch frontal und kaudal von dieser Stelle sich bilden.

Diese *Kommissurzellen* (oder Bogenfaserzellen Fig. 72 B) übertragen den Impuls auf ein deszendierendes Neuron (*Strangzelle*, Fig. 72 B), dessen Längsfaser im Rückenmark bleibt, aber ein Kollateral als primitive motorische Wurzel nach dem Myotom (M.) sendet; wie es auch bei einigen Evertebraten (den Krustazeen) vorkommt.

Die Längsfaser endet um eine Zelle, die sich wieder ebenso verhält, deren Hauptaxon also auch als Längsfaser im Rückenmark bleibt und nur ein Kollateral in das Myotom schickt. (Siehe Fig. 72 B).

Dieser Reflexweg ist also ein ganz anderer als derjenige, den wir im ausgewachsenen Rückenmark kennen.

Als Besonderheiten sind hierbei also namentlich zu betonen:

1) *die Tatsache, daß ein einziges peripheres Neuron* (die ROHON-BAERD'sche Zelle) *sowohl durch einen exterorezeptiven Reiz* (*Haut*) *als durch einen propriorezeptiven Reiz (Muskel) erregt werden kann, welch*

Fig. 72 A. Verästelung der peripheren (sensiblen) Ausläufer einer Rohon-Beardschen Ganglienzelle in Haut und Muskel bei einer Tritonlarve, n. COGHILL.
A. B. = aufsteigendes Bündel.

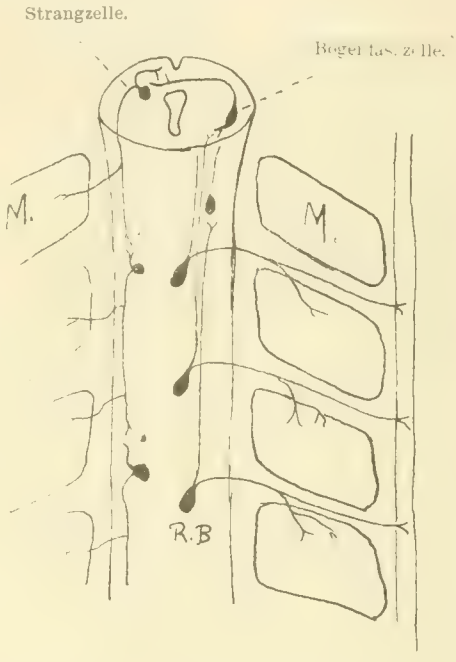


Fig. 72 B. Übertragung der Reize von den Rohon-Beardschen Zellen (R. B.) durch eine Bogenfaserzelle auf die Strangzellen mit Vorderwurzel-kollateralen bei einer Tritonlarve n. COGHILL.
M = Myotom.

letzterer Reiz entsteht, wenn der Muskel sich kontrahiert. Hieraus geht wieder hervor, daß nicht nur der oberflächliche Berührungssinn (mit dem Schmerz und Temperatursinn) zu den primitivsten vitalen Empfindungen gehört, aber auch ein Muskelsinn darin bereits vertreten ist, und daß dieser primitive vitale Muskelsinn von denselben gekreuzten sekundären Bahnen geleitet wird, wie die übrigen primitiven vitalen Empfindungen;

2) *die peripheren motorischen Neuronen sind noch nicht individuell von dem zentralen, deszendierenden Bündel differenziert, sondern nur Kollateralen desselben;*

3) *daß der Reflexweg, welchen die sensorischen Impulse nehmen müssen, bevor sie ihren Effekt ausüben, ein sehr langer ist, (namentlich in dem jüngsten*

Stadium, in welchem fast nur im frontalsten Halsmark Bogenfasern vorkommen);

4) *daß dabei viele Synapsen vorkommen, weil die einzelnen Neuronen relativ kurz sind.*

Diese Reflexbahn, wie sie von COGHILL und HERRICK beobachtet wurde, macht schon in halb ausgewachsenen Larven andern Verhältnissen Raum, indem die transitorischen Ganglienzellen verschwinden, und aus der Neuralleiste sich wirkliche Spinal-Ganglienzellen entwickeln, worin die propriorezeptiven und die exterorezeptiven Zellen geschiedene Vertreter haben.

Auch das eferente System ändert sich, indem aparte Vorderwurzeln erscheinen, was vielleicht dadurch stattfindet, daß von dem Kollateralsystem der Hauptaxon jenseits der Stelle, wo das motorische Kollateral abgeht, verkümmert und dadurch das Kollateral zum Hauptaxon wird [1]). Außerdem werden zahlreiche neue Neuronen angelegt, sowohl Vorderwurzelzellen als Kommissur- und Strangzellen.

Dabei entwickeln sich nun die Dendriten der Kommissurzellen und der motorischen Zellen in enormer Weise durch den ganzen Querschnitt des Markes (wie wir dies auch bereits bei Zyklostomen und Plagiostomen fanden) und ist die Möglichkeit entstanden, Reize von vielen verschiedenen Systemen zu übernehmen.

Bei den schwanzlosen Amphibien finden wir im ausgewachsenen Zustande Verhältnisse, die in manchen Hinsichten eine Regression, in andern einen Fortschritt im Vergleich zu den ausgewachsenen geschwänzten Amphibien und den Plagiostomen aufweisen.

Während wir bei den geschwänzten Amphibien mehr als zwanzig, bei Haien noch viel mehr Rückenmarkswurzelpaare finden und bei den letztgenannten außerdem noch eine Anzahl von intrakranial austretenden okzipitalen und extrakranial austretenden okzipitospinalen Wurzeln, ist blosz die letztgenannte Gruppe beim Frosch anwesend und nur durch *einen Nerven* vertreten, der einen Abschnitt des ventralen Astes des II. Spinalnerven bildet und als Hypoglossus die Zunge innerviert (GAUPP).

Fig. 73.
Rückenmark und Filumterminale von Rana mugiens.

Der erste Spinalnerv fehlt, und die Zahl der bleibenden Spinalnerven beträgt nur zehn oder elf.

Diese geringe Zahl der spinalen Nerven findet hauptsächlich darin ihren

[1]) Wenn umgekehrt die deszendierende Rückenmarksfaser hypertrophiert, geht wahrscheinlich das Vorderwurzel-Kollateral zugrunde und entsteht eine reine Strangfaser.

Grund, daß diejenigen Rückenmarkswurzeln (etwa zehn), welche den Schwanz der Larven und der geschwänzten Amphibien innervieren, beim ausgewachsenen Frosche verloren gehen. Infolgedessen besitzt das Rückenmark des ausgewachsenen Frosches, gerade wie bei einigen Teleostieren, ein sehr langes Filum terminale, (Fig. 73) welches seinen Ursprung jener Verkümmerung zu verdanken hat [1]). Dieses Filum terminale enthält keine Wurzelzellen, sondern nur spärliche, oft variköse Ausläufer von Strang- oder Kommissurzellen (Fig. 74 A), während es sonst hauptsächlich aus gliösen Elementen besteht, einer Fortsetzung der Substantia gliosa centralis.

In der vorderen Hälfte des Filum findet man noch eine Anzahl absteigender Hinterwurzelfasern (F. p.: nahe der dorsalen Mittellinie), welche den Lumbosakralwurzeln entstammen. In den Vorderseitensträngen liegen (F. a. l.) absteigende, sekundäre Neuronen vor (vergl. Fig. 74 A).

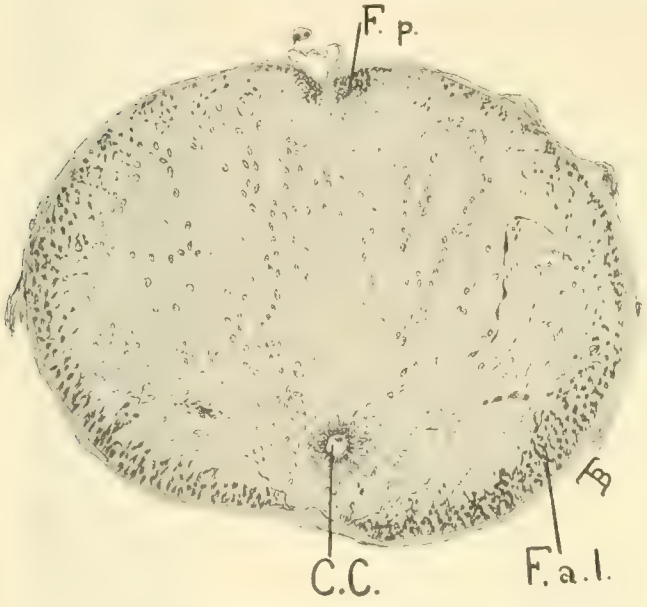


Fig. 74 A. Querschnitt durch die obere Hälfte des Filum terminale von Rana mugiens.

In der unteren Hälfte des Filums sind auch diese Fasern fast gänzlich verschwunden, und findet man oberhalb des stark nach vorne verlagerten Zentralkanals stellenweise große, rundliche Spalten in der gliösen Masse, welche das Filum darstellt (Fig. 74 B).

Das Rückenmark selber zeigt gegenüber den Fischen einen großen Unterschied dadurch, dasz es eine *Intumescentia cervicalis und eine Intumescentia lumbalis* aufweist, eine Tatsache, welche der Entwicklung der ziemlich großen Extremitäten dieser Tiere zu verdanken ist.

Während die primitiven sensiblen und primitiven motorischen Wurzeln bei Larven alternieren (Fig. 72 B), weil der Austritt der estgenannten met den Septen, derjenigen der letztgenannten mit den Mytomen korre-

[1]) Die Verkürzung des Rückenmarkes schreitet in sehr seltenen Fällen noch weiter. So beschrieb Smallwood das Rückenmark eines Bufo (Kröte) in dessen hinteren Abschnitt der VII bis X Nerv ganz zusammengedrängt waren.

spondiert, treten die *ventralen und dorsalen Wurzeln* des ausgewachsenen Frosches schon auf einem annähernd [1]) gleichen Niveau aus (Fig. 75 oben).

Die *ventralen Wurzeln* sammeln sich aus zahlreichen Bündelchen, sodaß ihr Austritt in sagittaler Richtung ein größeres Areal einnimmt als derjenige der Hinterwurzeln, obwohl letztere meist dicker sind und die Zahl ihrer Fasern die der motorischen übertrifft.

Die ventralen Wurzeln enthalten nur ungekreuzte Fasern, deren Ursprungszellen wie bei den Plagiostomen die Tendenz zeigen, sich an der Grenze der grauen und weißen Substanz anzuhäufen (Fig. 77).

In den Anschwellungen vermehrt sich die graue Substanz der Vorderhörner (Figur 75).

Man kann in ihr zwei Zellsäulen unterscheiden, eine medioventral im Vorderhorn gelegene, welche sich ungefähr über die ganze Strecke des Rückenmarkes ausdehnt, und eine mehr lateral im Vorderhorn liegende, die fast nur im Bereiche der *Intumescentia cervicalis* und *Intumescentia lumbalis* vorkommt.

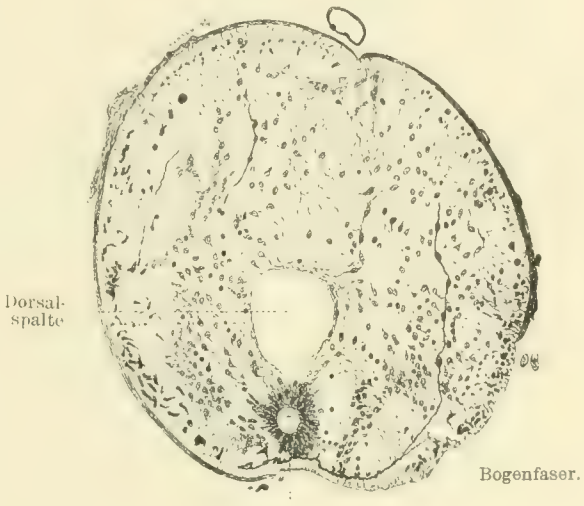


Fig. 74 B. Querschnitte durch die hintere Hälfte des Filum terminale von Rana mugiens.

Der Umstand, daß die laterale Vorderhorngruppe namentlich in den Anschwellungen vorkommt, läßt uns vermuten, daß diese die Muskulatur der Gliedmaßen innerviert, wie durch experimentelle Untersuchungen bestätigt ist (Sano).

Während wir hierin einen Unterschied mit den Haien erblicken, liegt wieder eine Übereinstimmung mit jenen Tieren vor in der Ausdehnung der Dendriten durch den ganzen Umfang der weißen Substanz bis zu der Peripherie des Markes, wo auch hier ein perimedulläres oder *marginales Dendritennetz* gebildet wird, das sich namentlich auf den Vorder-Seitenstrang ausdehnt (vergl. Fig. 77, mit Fig. 63) und in Kontakt mit Kollateralen jener Stränge tritt.

Außer diesen Dendriten findet man hier solche, welche in der Commissura anterior kreuzen (Comm. protoplasmatica anterior, Fig. 77) und

[1]) Hammer fand jedoch bei Rana mugiens die Korrespondenz zwischen ventralen und dorsalen Wurzeln nicht stets vollständig.

Fig. 75. Schnitt durch das Zervikalmark (oben), Dorsalmark (Mitte) und Lumbalmark (unten) von Rana mugiens.

schließlich sensitivo-motorischen Dendriten, welche in die graue Substanz der Hinterhörner ziehen, aber beim ausgewachsenen Frosch (wo die sensitivo-motorischen Kollateralen der Hinterstränge sich entwickelen) kaum mehr vorkommen.

Außer somato-motorischen (für die quergestreifte Muskulatur) führen die Vorderwurzeln *viszeromotorische Fasern* für die *Rami communicantes albi*. Auch in den Hinterwurzeln sind solche eferente Axonen durch physiologische Versuche STEINACH's wahrscheinlich gemacht (von HORTON SMITH bezweifelt). Die Ursprungszellen jener *sympathischen Fasern* dürften an der Basis des Hinterhornes liegen.

Die *sensiblen Empfindungen*, welche sich auch beim Frosch wesentlich auf vitale Reize beschränken dürften, erreichen das Rückenmark — nachdem die ROHON'schen intra-medullären Zellen (s. o.) verschwunden sind — bloß durch die spinalen Ganglienzellen [1]).

Die peripheren Fortsätze dieser Zellen verteilen sich in der Haut nach bestimmten Segmenten (ECKHARD, KOSCHEWNIKOFF und SHERRINGTON), welche auf den großen hinteren Extremitäten eine Anordnung haben, die darauf hinweist, daß eine starke Dehnung bei ihrer Ausbildung eine Rolle spielt. Ob die Überdeckung, welche bei den Rumpfdermatomen sehr erheblich ist, auf den Extremitäten geringer wird, ist nicht sicher. Jedenfalls ist sie dort noch sehr groß (vergl. Fig. 76, SHERRINGTON).

Die zentralen Fortsätze treten in das Rückenmark nahe der sog. *Zona marginalis* des Hinterhorns. Dabei fällt auf, daß die links- und rechtsseitigen Hinterhörner einen gröszeren Raum zwischen sich fassen als bei den Fischen, indem die auf- und absteigenden Äste der sensiblen Wurzeln hier überwiegend in den *Hintersträngen* verlaufen, welche dadurch breiter sind.

Die Prozentzahl der Hinterstränge auf der gesamten weißen Substanz im Zervikalmark beträgt beim gewöhnlichen Frosche etwa 13 % (s. aber u.), während sie bei den Fischen nur etwa 5 %—6 % ist (BROUWER).

Dadurch sind die Hinterhörner weiter auseinander gedrängt und hat die gesamte graue Substanz des Rückenmarkes viel mehr die Form eines H (Fig. 75), anstatt eines umgekehrten Ypsilons (Λ) wie namentlich bei den Haien der Fall ist.

Beim Eintritt der Fasern kann man zwei Hauptbündel unterscheiden, ein *laterales Bündel*, das sich nach außen wendet und wesentlich in der Zona marginalis bleibt (Fig. 75: L. B.), und ein stärkeres *mediales Bündel* (Fig. 75: M. B.) zu den Hintersträngen führend.

Ein Teil des letztgenannten Bündels tritt beim nicht ausgewachsenen Frosch in *Verbindung* mit sentivo-motorischen Dendriten der Vorderhornzellen. Diese Verbindung verwandelt sich jedoch bei ausgewachsenen Tieren, wo diese Dendriten sich nicht mehr so weit nach hinten ausdehnen, in

[1]) Diese sind beim Frosch überwiegend monopolar, nur ausnahmsweise bipolar (G. LEVI).

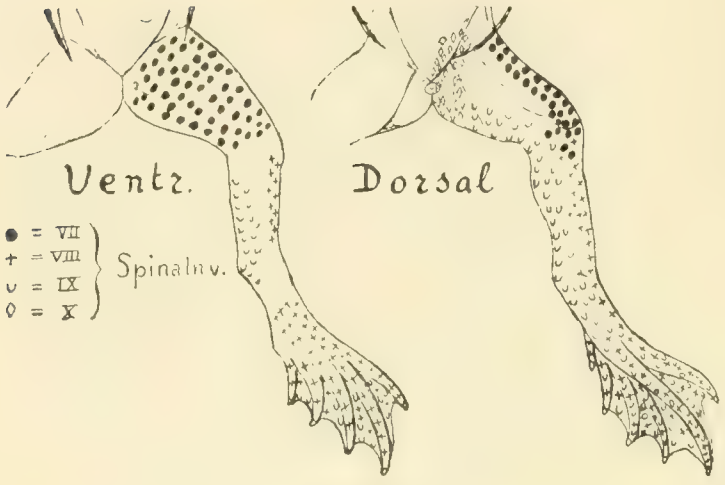


Fig. 76 A.

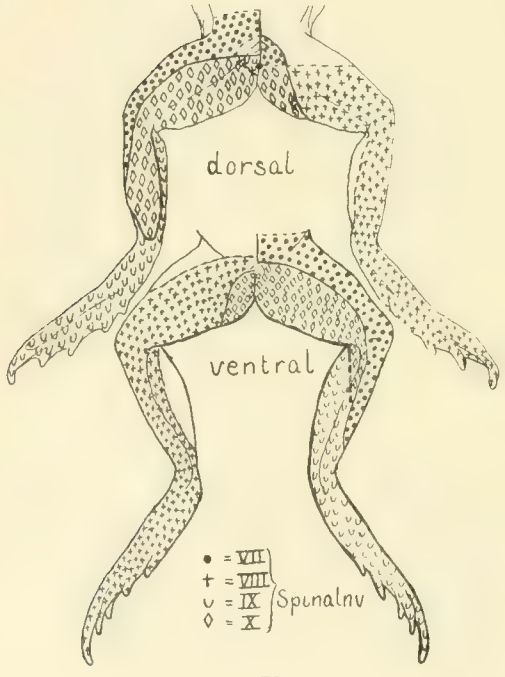


Fig. 76 B.

Fig. 76 A. Erster Versuch zur Darstellung der Segmentation der Haut auf den Extremitäten des Frosches, n. ECKHARDT (1847).

Fig. 76 B. Die Segmentalinnervation der Haut der hinteren Extremitäten des Frosches, n. SHERRINGTON. Man beachte die Überdecking. Segment VIII, auf der rechten Extremität isoliert dargestellt, wird vorne und hinten (siehe die linke Extremität) völlig überdeckt durch VII, IX und X.

eine solche mittels *sensitivomotorischer Kollateralen* (CAJAL), die hier zuerst in der Phylogenese auftreten.

Nach Abgabe dieser Kollateralen steigen die dichotomierten Fasern weiter auf und ab.

Einzelne degenerieren nach Durchschneidung des Rückenmarkes (SANDMEYER[1]) nahe der dorsalen Medianlinie bis hoch in die Medulla cervicalis.

Ob das Aufsteigen der Fasern dabei bereits so überwiegend ist, daß man im obersten Zervikalmark erheblich größere Hinterwurzelstränge findet durch Akkumulation mit kaudal entstehenden Fasern, ist fraglich. Zwar bilden im Zervikalmark des Ochsenfrosches die Hinterstränge 20 %, im Lumbalmark nur 13 % der weißen Substanz. Wir müssen aber im Halsmark des Frosches betreffs dieses Prozentsatzes vorsichtig sein, weil — wie WALLENBERG nachwies — gerade beim Frosch die spinale Trigeminuswurzel und auch ein Teil des Vestibularis und der Vagus-Wurzel eine ganze Strecke in den Dorsalsträngen des Rückenmarkes absteigt: die IX-X-Wurzel bis ins 2. oder 3., die VIII-Wurzel ins 6. Spinalsegment, während die V-Wurzel, allmählich sich verjüngend, bis zum Anfang der Lumbalanschwellung reicht, ebenfalls in dem lateralen Abschnitt der Dorsalstränge.

Dieser laterale Hinterstrang-Abschnitt ist denn auch frontal viel größer als kaudal, besteht aber nicht aus Hinterstrangfasern.

Wir dürfen somit aus dem höhern Prozentsatz im Halsmark des Frosches nicht ohne weiteres auf eine Akkumulation von Fasern vom obern und untern Abschnitt des Markes schließen, wie sie bei den höhern Säugern vorkommt (vergl. Fig. 93 und 94), denn es ist wohl sicher daß der prozentuale Gehalt der aufsteigenden Hinterwurzelfasern in dem ganzen Rückenmark *nach Abzug der obenerwähnten kaudal abnehmenden, deszendierenden Systeme keinen großen Unterschied aufweist.*

Wir werden bei der Besprechung der Reptilien sehen, daß sogar dort frontale Akkumulation der Hinterstrangfasern noch sehr gering ist. Wahrscheinlich sind beim Frosch die wirklichen Hinterwurzelstränge ziemlich gleichmäßig auf allen Rückenmarkquerschnitten vermehrt, im Vergleich zu den Fischen.

Man findet bei den Amphibien denn auch noch keine umschriebenen Kerne der Hinterstränge (GOLL'sche oder BURDACH'sche Kerne).

Eine wirkliche mediale Schleife liegt hier auch nicht vor. Wohl enstehen namentlich aus dem Grau der zervikalen Hinterhörner (wo auch der spinale Trigeminus endet), gerade wie bei den Plagiostomen und Teleostiern gekreuzte Verbindungen mit dem Mittelhirndach.

Diese spinomesenzephalen Fasern, welche in der Oblongata hauptsächlich lateral verlaufen, sind mit der primitiven sekundären sensiblen Bahn EDINGER's zu vergleichen (s. u.), nicht mit der medialen Schleife.

Daß in den Hinterwurzeln außer sensiblen Fasern höchstwahrschein-

[1]) Vergl. auch KÖPPEN.

lich auch motorische für den Sympathicus vorkommen, ist bereits bemerkt. Namentlich die physiologischen Versuche STEINACH's haben eine sympathische Funktion dieser Wurzeln mindestens wahrscheinlich gemacht [1]).

Beim Frosch tritt auch ein wirklicher *Grenzstrang des Sympathicus* auf.

Was die *sekundären Neuronen* des Rückenmarkes betrifft, kann ich mich kurz fassen, da die gut kontrollierten Tatsachen sehr mit dem Verhalten bei den Haien übereinstimmen und die weniger kontrollierten, bezw. schwer kontrollierbaren Angaben teilweise ziemlich phantastisch sind.

Gut konstatiert sind die *Bogenfaserzellen*, welche zu den zuerst auftretenden Neuronen des ganzen Rückenmarkes gehören und hier namentlich in den Vorderhörnern liegen, aber auch in dem Hinterhorn nahe der Medianlinie gefunden werden (Fig. 77).

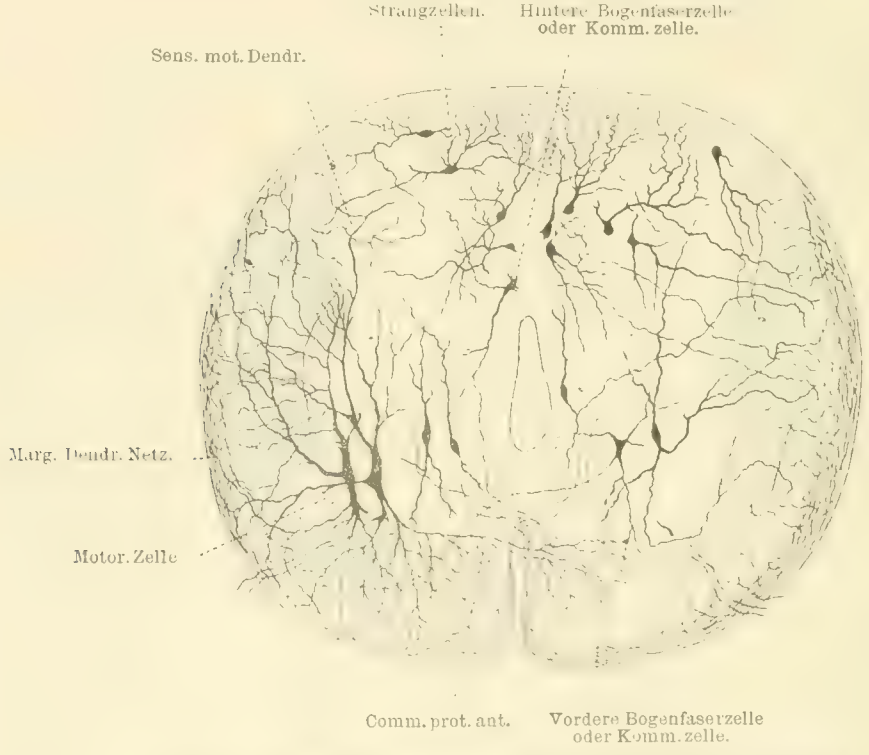


Fig. 77. Lage der motorischen Zellen, Bogenfaser- und Strangzellen bei einer älteren Bufolarve, n. SALA.

Ihre Axonen verlaufen durch die Commissura anterior zu dem ventrolateralen Areal der anderen Seite (Fig. 77) (HIS'sche Bogenfasern) und ziehen dann frontalwärts

Sie bilden einen Teil der groben Bündel, welche in Fig. 75 so deutlich sind.

Degenerationsversuche (SANDMEYER) machen es wahrscheinlich, daß

[1]) Es wird von HORTON SMITH bezweifelt.

diese Faserung neben kürzeren auch längere Neuronen enthält und daß deren Mittelhirnanteil denjenigen Fasern homolog ist, welche HERRICK beim Axolotl als „the spinal lemniscus" [1]) bezeichnete, welche dem antero-lateralen System der höheren Wirbeltiere homolog sein dürfte, indem sie eine Zahl von Fasern an das motorische Tegmentum der Oblongata abgibt, und schließlich in dem Mittelhirn (teilweise auch in dem Metathalamus) endet (*spino-mesenzephale Fasern* der primitiven Sensibilitätsleitung).

Ein Teil dieser Bogenfasern (oder deren Kollateralen?) verläuft auch nach unten und steigt bis in das Filum terminale ab (Fig. 74 A: F. a. l.).

Daneben kommen in Seiten-, Vorder- und Hintersträngen ungekreuzt verlaufende Axonen von Strangzellen vor, deren Fasern jedoch nicht nur Kollateralen abgeben an die Ventralhörner und Dorsalhörner derselben Seite, sondern auch (seien es auch weniger) an die Hörner der anderen Seite (via der Commissura dorsalis).

Als eine besondere Art jener ungekreuzt entstehenden Neuronen des Dorsalhornes sind hier solche zu erwähnen, welche sowohl in der mediodorsalen Lage ihrer Ursprungszelle, als in dem Verlauf ihrer Axonen der *Kleinhirnseitenstrangbahn* der höheren Tiere entsprechen.

Diese homolateral entstehende *spino-zerebellare Fasern* sind jedoch beim Frosche (entsprechend der geringen Entwicklung des Kleinhirns) nicht zahlreich. Sie dürften hier, wie beim Axolotl (HERRICK), auf dem Niveau des frontalen sensiblen Trigeminuskernes von Fasern aus jenem Kern verstärkt werden. Das Bündel kreuzt teilweise in die Decussatio veli und endet namentlich (wenn nicht ausschließlich) in dem Corpus cerebelli. Diese spino-zerebellaren Fasern sind aber weniger zahlreich als die bereits erwähnten Fasern zum Mittelhirn.

Die ersten aufsteigenden Sensibilitätsbahnen sind also bereits entwickelt, während die Hinterstrangkerne, die mediale Schleife und damit die Thalamus- (und Großhirn) projektion der feineren Empfindungen noch nicht (oder kaum) vorhanden sind.

Diese histologischen Befunde decken sich in treffender Weise mit der Auffassung, daß man den durch die gekreuzten antero-lateralen Fasern geleiteten Temperatursinn, den Schmerz- und gröberen Tastsinn (und einen primitiven Muskelsinn?) als die zuerst auftretenden „vitalen" Sinne betrachten darf und die Funktionen der Hinterstrangkerne (gnostischer Sinn), welche wir als tiefen Empfindungssinn und Diskriminationssinn betrachten können und die von der medialen Schleife weiter geleitet werden, sich erst später ausbilden (BROUWER).

Im Zusammenhang damit ist es von Interesse, daß die peripheren Rezeptoren der Sensibilität auch bei Amphibien noch fast ausschließlich aus freien Nervenendigungen bestehen, und, abgesehen von spärlichen Pa-

[1]) Den Namen Lemniscus sollte man lieber reservieren für die Schleife aus den Hinterstrangkernen und dem Octavus-Gebiet.

cini'schen Körperchen (Tiefensinn) sonstige komplizierte Endorgane dort auf dem Körper noch nicht vorkommen.

In den Muskeln sind bei diesen Tieren sowohl freie Endigungen als Muskelspindel nachgewiesen (KÖLLIKER, KÜHNE) über deren Unterschied in Funktion wir bis jetzt noch nicht unterrichtet sind (vergl. S. 37 und 38).

In der *Hüllsubstanz* des Rückenmarkes der Amphibien liegt eine sehr einfache Sachlage vor, indem sie hauptsächlich noch aus Ependymfasern besteht und autonome Gliakörper noch relativ spärlich sind.

In dem Zentralkanal ist auch bei den Amphibien der Faden von REISSNER aufgefunden (NICHOLLS), bezüglich dessen Bedeutung ich nach S. 132 verweise.

Das Rückenmark enthält, besonders in der grauen Substanz, ziemlich viel Blutgefäße, welche mit Bindegewebssepten hineinziehen.

Die *Hüllen* des Rückenmarkes zeigen im Vergleich zu den Fischen einen erheblichen Fortschritt, insofern man hier bereits zweierlei Hüllen unterscheiden kann, welche von STERZI als *Dura mater* und *Meninx secundaria* betitelt werden.

Bei den schwanztragenden Amphibien ist diese Einteilung nur angedeutet, aber beim Frosch sind sie gut getrennt vorhanden.

Die Dura mater scheint sich zu bilden durch das Auftreten von Hohlräumen in der Meninx primitiva welche anfänglich mehr Gewebslakünen sind.

Die Entwicklung jener Gewebslakünen, scheint mit einem erhöhten Stoffwechsel, einer weiteren Vaskularisation des Markes, im Zusammenhang zu stehen, da die Lakünen einen intimen Zusammenhang mit den Gefäßen aufweisen, welche in dieselben laufen können. Eine Stützfunktion kommt der Meninx secundaria insofern zu, da deren Ligamentum ventrale und Ligamenta lateralia hier sehr bedeutend entwickelt sind.

Die Differenzierung dieser Häute ist desto deutlicher, je mehr man frontalwärts kommt.

Im Schwanzareal der Urodelen und am Filum terminale der Anura, findet man bloß eine Hülle, die aus der Verschmelzung der beiden obengenanten Blätter entsteht und mit vielen Trabekeln auch wieder an der Endorrhachis (dem Periost der Wirbel) festsitzt.

Außerhalb der Meningen, von welchen die Meninx secundaria ziemlich stark pigmentiert ist (die Dura kaum), liegt ein großer perimeningealer Raum.

Dieser ist jedoch nicht, wie bei den Fischen, mit Schleim- oder Fettgewebe gefüllt, sondern weist zwischen spärlichen Trabekeln (welche die Dura mater mit dem Periost verbinden) sonderbare Röhren auf, welche, wie bereits SWAMMERDAM nachwies, Kalk enthalten.

Es sind *Fortsätze des Saccus endolymphaticus* (vergl. Kapitel IV), welche in den Schädelraum eindringen und durch das Foramen magnum in den Vertebralkanal, wo sie sich vereinigen zu einem großen, einheitlichen Fortsatz bis zum XI Spinalnerven.

Auf den Niveau der Nervenabgänge gehen von diesem Fortsatz Säckchen aus, welche die Spinalganglien umkleiden und als Kalksäckchen bekannt sind. Die Füllung und der Kalkgehalt dieser Organe hängen von dem Ernährungszustand des Tieres ab. Das bekleidende Epithelium besteht aus kubischen Zellen, welche bei starker Füllung abgeflacht werden (STERZI).

Die Bedeutung dieser Anordnung, von der bei Dipnoi und den Teleostiern nur frontal, in der Nähe des IV. Ventrikels Analoga vorkommen, ist nicht genügend aufgeklärt. Es ist aber bekannt daß Kalksalze einen groszen Einflusz auf das Nervensystem (und die Muskeln) haben.

Das Rückenmark der Reptilien.

Das *Rückenmark der Reptilien* zeigt insoweit primitivere Verhältnisse als dasjenige der Frösche, daß es sich durch den ganzen Vertebralkanal erstreckt und es hier nicht zur Bildung einer Cauda equina oder eines erheblicheren Filum terminale kommt, eine Tatsache, die sich leicht aus der Persistenz des Schwanzes bei allen Vertretern dieser Klasse erklären läßt, deren Schwanzmuskulatur überdies ihren metameren Charakter behalten hat (GEGENBAUR).

Übrigens weist das Rückenmark dieser Tiere sehr verschiedene Formen auf, je nach der untersuchten Unterklasse. Man kann drei Hauptformen unterscheiden: diejenige der Eidechsen und Krokodile, welche Gliedmaßen und Rumpfmuskulatur besitzen, die der *Schlangen*, welche nur Rumpfmuskulatur haben und die der *Schildkröten*, welche keine Rumpfmuskulatur, sondern nur die Muskulatur der Gliedmaßen, des Schwanzes und des Halses aufweisen.

Der Einfluß einer so verschiedenen Körperentwicklung auf das Nervensystem läßt sich deutlich sehen. Das Rückenmark der Eidechsen und Krokodile (Fig. 81), zeigt in der Zervikal- und Lumbalregion eine ausgeprägte Anschwellung, welche, namentlich in der Lumbalregion, bei den riesigen fossilen Dinosauriern, mit ihren enorm entwickelten hinteren Extremitäten, einen so großen Umfang hatte, daß die lumbale Höhle ihrer Wirbelsäule den Schädel an Volumen übertrifft. Dagegen fehlen diese Anschwellungen ganz den Schlan-

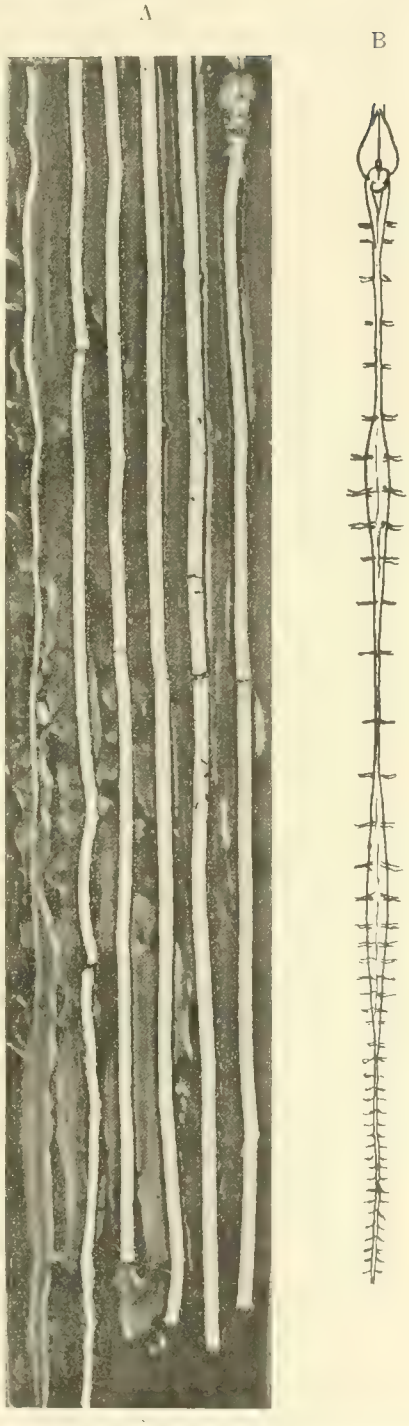


Fig. 78. Links Gehirn- und Rückenmark eines Python von 3 M. Länge, n. S. DE LANGE, rechts Gehirn und Rückenmark einer Schildkröten. BOJANUS (vergl. Fig. 79).

gen, wie im Zusammenhang mit dem Fehlen der Gliedmaßen zu erwarten ist (Fig. 78, links).

Bei den Schildkröten dagegen erfährt das Mark in der Gegend zwischen der Zervikal- und Lumbalanschwellung eine auffallende Verdünnung (Fig. 78, rechts), da nicht nur die Muskulatur des Rumpfes, sondern auch eine dieser entsprechende Haut fehlt und also sowohl die ventralen Hörner als die dorsalen Hörner erheblich reduziert sind (Fig. 79 in der Mitte).

Man muß aber nicht meinen, daß das Schild einer Schildkröte ohne Sensibilitätsorgane sei. Solche sind sicher darin vorhanden, und die Reduktion der Vorderwurzeln ist denn auch eine erheblich größere als die der Hinterwurzeln (siehe Fig. 79).

Ein Alternieren der Vorder- und Hinterwurzeln findet bei den Reptilien nicht statt. Beide treten ungefähr auf demselben Querschnitt aus (siehe z.B. Fig. 79).

Über den feineren Bau des Rückenmarkes dieser Tiere sei folgendes mitgeteilt:

Was die *ventralen Wurzeln* anbelangt, so ist ihr ungekreuzter Ursprung auch hier festgestellt.

Die Ursprungszellen nehmen eine Lage ein, welche an diejenige bei den Amphibien erinnert, indem sie Gruppen bilden, die etwas von dem Zentralkanal entfernt liegen, der weißen Substanz angelagert.

Die Dendriten dieser Zellen ziehen auch hier noch durch die ganze weiße Substanz und bilden ein marginales Flechtwerk, welches sich aber nicht mehr so weit ausdehnt wie bei den Amphibien (vergl. Cajal und Banchi). Sein Areal beschränkt sich auf den lateralen Abschnitt des Markes, eine Eigentümlichkeit, welche wir gleich noch in einem besondern Lichte betrachten werden.

Die Zellen, welche in diesen *Plexus marginalis* Dendriten senden, sind verschiedener Art: Vorderwurzelzellen, Strangzellen, Commissura anterior-Zellen und (im Zervikalmark) sog. von Lenhossek'sche Zellen, d. h. viszeromotorische Zellen, deren Achsenzylinder durch die Hinterwurzel das Rückenmark verlassen, und welche wahrscheinlich eine sympathische Funktion haben, nach Beccari jedoch eine Vorstufe für die spinale Ausdehnung des N. accessorius (S. 161) bilden, was unbewiesen ist (vergl. Fig. 85).

Die Lage des Perikaryons der motorischen Vorder-Wurzelzellen ist verschieden, je nach der Art des Tieres und dem Areal seines Rückenmarkes.

Bei den Tieren, welche Intumeszenzen haben, gesellt sich in den Intumeszenzen der medialen Gruppe eine etwas mehr ventrolaterale hinzu, was namentlich bei den *Schildkröten* (Fig. 79) auffällt, wo das Vorderhorn im Zervikal- und Lumbalmark recht breit und größer ist als das Hinterhorn. Im Thorakalmark dieser Tiere, wo auch keine Rumpfmuskulaturzellen vorkommen, ist das Vorderhorn sehr schmal, sogar kleiner als das Hinterhorn. Die darin noch vorkommenden Zellen müssen als Strang- (undKommis-

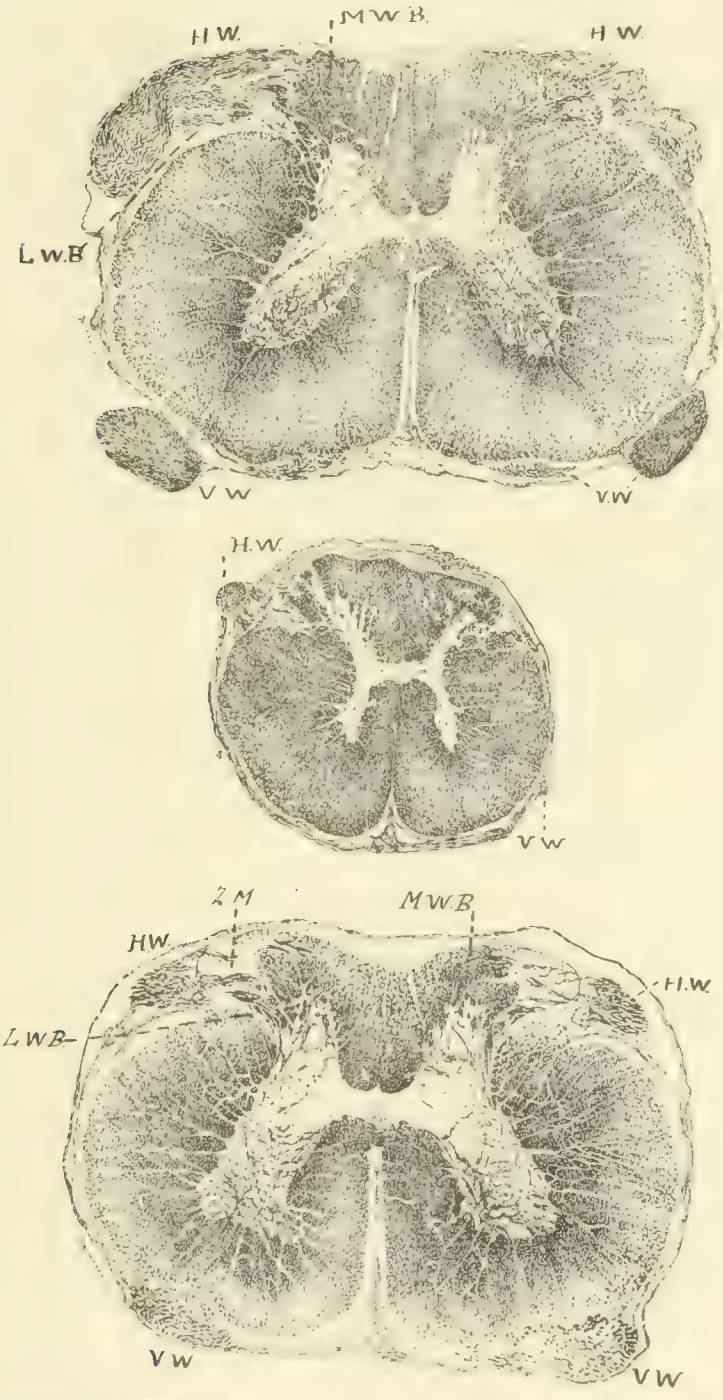


Fig. 79. Querschnitte (in demselben Vergrößerungsverhältnis gezeichnet) durch das sechste Zervikalsegment (oben), das zweite Dorsalsegment (Mitte) und das zweite Lumbalsegment einer Schildkröte, nach S. DE LANGE.

H.W. = Hinterwurzel, V.W. = Vorderwurzel, M.W.B. = mediales Wurzelbündel, L.W.B. = laterales Wurzelbündel.

sur-)zellen, teilweise auch als motorische Sympathicuszellen angesehen werden.

Eine besondere Lokalisation der letztgenannten Zellen konnte bis jetzt nicht nachgewiesen werden, indem sowohl im ventralen Teil des Vorderhorns als im Mittelteil und in der Basis des Hinterhornes größere und kleinere Zellen gefunden werden.

Das Vorderhorn ist bei den Schlangen (Fig. 80 A) überall gleich und weist, abgesehen von den größeren Hintersträngen eine gewisse Ähnlichkeit mit demjenigen der Haie auf.

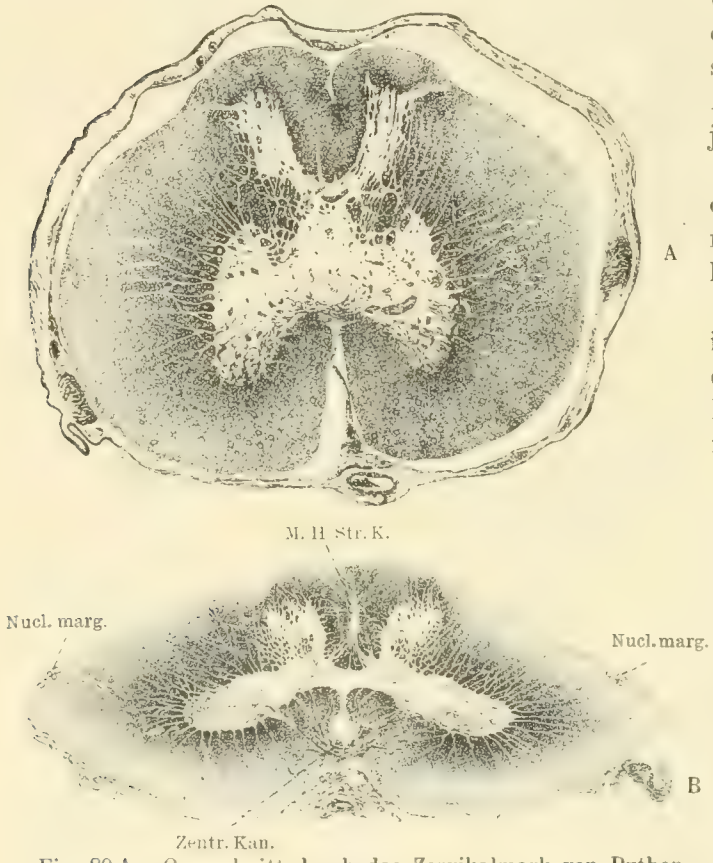


Fig. 80 A. Querschnitt durch das Zervikalmark von Python reticulatus.

Fig. 80 B. Querschnitt durch das Zervikalmark von Crocodilus porosus, n. S. DE LANGE.

M. H. str.K. = medialer Hinterstrangkern.

Das Rückenmark der *Krokodile* aber zeigt mehrere Eigentümlichkeiten (Fig. 80 B).

Von diesen muß ich an erster Stelle die exzentrische, frontale Lage des Zentralkanales erwähnen.

Wie man sieht liegt die graue Substanz der Vorderhörner weit hinter diesem Kanal, der von einer zentralen gliösen Substanz umgeben ist. Die Ursache davon ist völlig unbekannt.

Eine zweite Eigentümlichkeit sind die hier zuerst von GASKELL beschriebenen Randkerne (*Nuclei marginales* (Fig. 80 B.), welche wir meines Erachtens als Derivate der Ventralhörner ansehen müssen.

Beim Krokodil zeigen sie sich im Halsmark und im Sakralmark als kleine, nahe dem Rande des Rückenmarkes gelegene Kerne, dorsolateral von dem Vorderwurzelaustritt. Die Zellen messen etwa 25 Mikron und sind eher rundlich als multipolar. Auch bei der Eidechse (KÖLLIKER[1]) und den Schlangen (SHIMADA) sind sie nachgewiesen.

[1]) KÖLLIKER hat diese Kerne nach seinem Praparator HOFFMANN genannt, der ihn

Ihre segmentale Anordnung ist hier auffallend, obschon sie nicht in allen Segmenten vorkommen.

In dem kontinuell aufgeschnittenen Rückenmark einer Schildkröte konnte ich nur im Lumbalmark Andeutungen davon finden.

Was die Natur dieser Kerne betrifft, ist es interessant, daß sie gerade dort liegen, wo der marginale Dendritenplexus noch am längsten erhalten bleibt (Fig. 82), und es ist wahrscheinlich, daß es sich um Zellen handelt, deren Körper in der Richtung dieser ihrer Dendriten von dem Vorderhorn her ausgewandert sind. Daß es motorische Vorderwurzelzellen sind ist nicht wahrscheinlich. Ihre Form spricht dagegen und auch ist nie eine Verbindung mit den Vorderwurzeln nachgewiesen.

Ich werde bei den Vögeln, wo diese Randkerne viel größer und zahlreicher sind, auf diese Zellen zurückkommen (S. 170).

Daß die Vorderwurzeln der Reptilien neben somatomotorischen Wurzelfasern auch viszeromotorische für den Sympathicus enthalten, geht schon daraus hervor, daß im Brustmark der Schildkröte Vorderwurzeln vorhanden sind, welche, weil bei der Schildkröte in der dem Brustmark entsprechenden Körperregion keine somatische Muskulatur besteht, nur als viszeromotorische Fasern gedeutet werden können. Dieselben sind aber wenig zahlreich (Fig. 79, in der Mitte) und es ist nicht ausgeschlossen, daß bei den Reptilien auch noch dorsal austretende viszeromotorische Fasern vorkommen.

Die Lage der Ursprungszellen dieser viszeromotorischen Fasern ist in dem Thorakal- und Lumbalmark nicht genau ermittelt worden. Man kann nur sagen, daß sie eine ziemlich zentrale Lage einnehmen müssen, weil nur die zentralen Partien der grauen Substanz im Thorakalmark bei der Schildkröte erhalten sind.

Im Zervikalmark der Eidechse sind sehr dicke dorsale viszeromotorische Wurzelfasern nachgewiesen (Beccari), deren Ursprungszellen bis im 8. Zervikalsegment im medialen Abschnitt des Vorderhornes liegen.

Diese Neuronen, welche in dem Bau ihrer Zellen den somatomotorischen Zellen gleichen, und die in dieser Größe unterhalb der Reptilien bis jetzt nie nachgewiesen sind, werden als v. Lenhossek'sche Fasern und Zellen bezeichnet.

Ihre besondere Ausbildung im Zervikalmark bei Reptilien und Vögeln (Fig. 85) ließ Beccari vermuten, daß sie Vorstufen des N. accessorius darstellen, weil sie bei den ausgewachsenen Säugern (wo sich der Accessorius-Ursprung bis ins 8te Zervikalsegment ausdehnen kann) als aparte Wurzelfasern nicht mehr vorkommen, aber anscheinend von Accessoriuswurzelfasern ersetzt worden sind.

Bei den Reptilien sind die peripheren Verbindungen dieser Fasern

zuerst auf deren Anwesenheit bei Vögeln aufmerksam machte. Es scheint mir aber richtiger, sie nach dem Entdecker Gaskell'sche Kerne zu nennen, weil dieser sie schon viele Jahre vorher bei den Reptilien beschrieb.

jedoch bis jetzt nicht nachgewiesen. Eine bis zum Niveau des 8. Zervikalnerven sich ausdehnende, dem Trapezius in irgend einer Weise verwandte Muskulatur läßt sich dort nicht nachweisen, sodaß die funktionelle Bedeutung jener LENHOSSEK'schen Zellen der Eidechsen (und Vögel) bis jetzt ein Rätsel ist.

Jedenfalls fallen sie in die Klasse der dorsalen viszeromotorischen Nerven, und gerade so wie die quergestreifte Herzmuskulatur ein Derivat glatter Viszeralmuskulatur ist, wäre es nicht unmöglich, daß die besondere Ausdehnung dieser Fasern in der Halsregion der Reptilien mit der späteren zervikalen Ausdehnung des Trapeziusmuskels bei den Säugern in Zusammenhang steht. Ich werde darauf im V. Kapitel zurückkommen. Vorläufig müssen wir aber mit dieser Deutung vorsichtig sein, umsomehr, als solche Fasern nach BANCHI bei der Schildkröte vielleicht auch im Lumbalmark vorkommen.

Die *Hinterwurzeln* enthalten übrigens *somatosensible* und *viszerosensible* Fasern.

Die Ganglienzellen beider Arten sensibler Wurzelfasern liegen bei ausgewachsenen Reptilien nur in den Spinalganglien.

Intramedulläre (ROHON'sche) Ganglienzellen sind bei den Reptilien nur von VAN GEHUCHTEN in Tropidonotus-Embryonen nachgewiesen, wo sie bald wieder verschwinden.

Die bleibenden spinalen Ganglienzellen weisen nur sehr ausnahmsweise noch einen bipolaren Charakter auf, sind oft lobiert und sehr unregelmäßig in Bau (G. LEVI).

In den peripheren Verästelungen der sensiblen Nerven findet man bei den Reptilien nebst überwiegenden freien (primitiv vitalen) Endigungen, komplizierte Gefühlskörperchen, unter denen PACINI'sche Körperchen und solche von ROLLET und SACHS, welche stereognostische Empfindungen übermitteln.

In der Haut weisen die Hinterwurzelsegmente, bei der Eidechse von VAN TRIGT studiert (Fig. 81), eine erhebliche Überdeckung, bis zu zwei Drittel eines Segmentes, auf. Eigentümlicherweise ist die Form der Rumpfdermatome hier so, daß dieselben dorsal breiter sind als ventral, im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten. Dies wird durch S. DE BOER dadurch erklärt, daß die ventrale Seite des Körpers Schuppen trägt, welche deren Empfänglichkeit für Reize verringern, sodaß im Gegensatz zu den Haien (S. 127) hier die Dorsalseite des Körpers die meist gereizte ist und ein stärkeres Auswachsen von Nervenendigungen veranlaßt. Die Dermatome der Gliedmaßen weisen nach VAN TRIGT eine bedeutende Dehnung und infolgedessen (BROUWER, VAN TRIGT) eine geringere Überlagerung auf (Fig. 81).

Die zentralen Ausläufer der *Hinterwurzeln* zeigen bei ihrem Eintritt in das Rückenmark verschiedene Verhältnisse, je nachdem, ob man Eidechsen und Krokodile, oder anderseits Schlangen und Schildkröten untersucht.

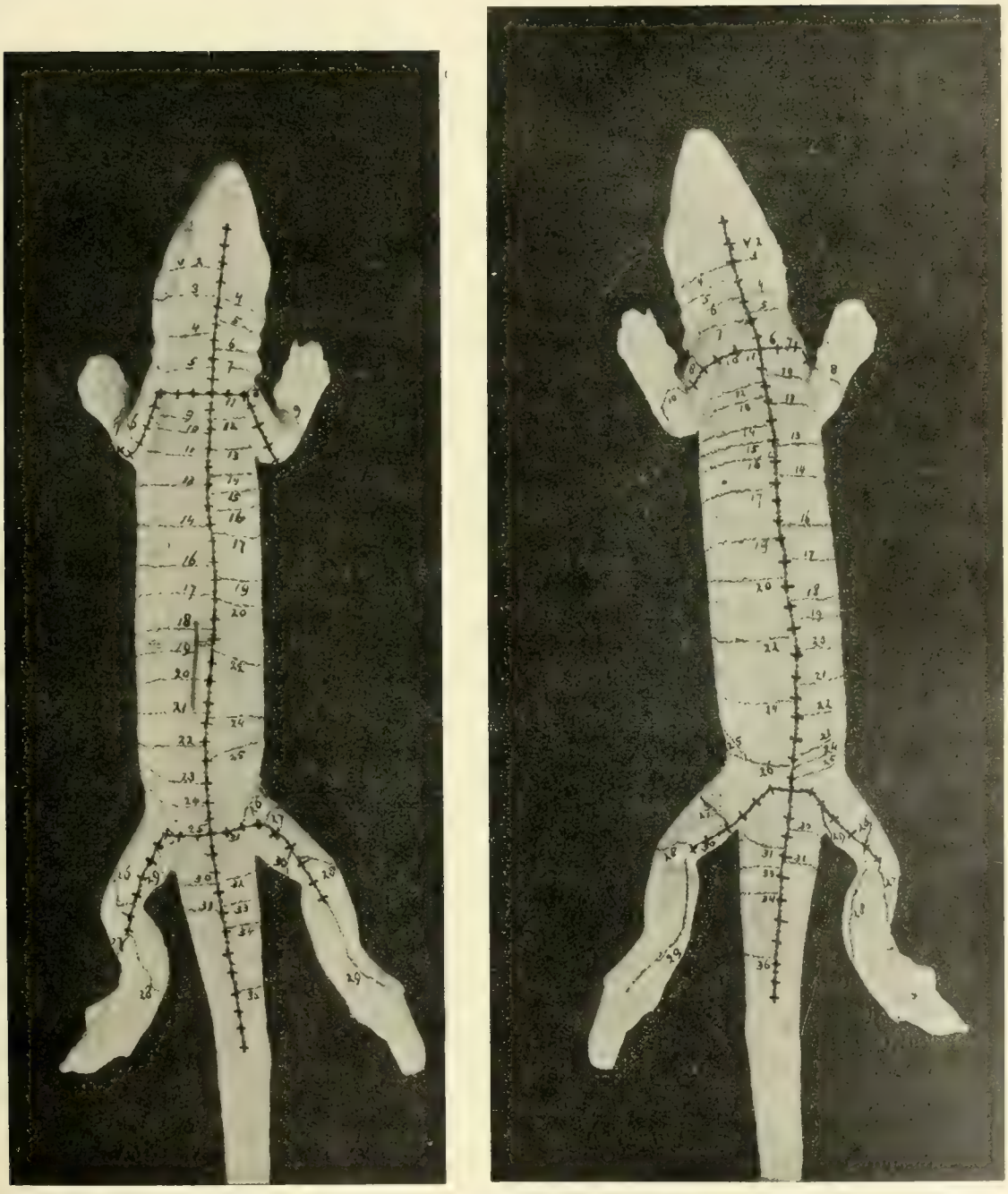


Fig. 81. Hautsegmente bei der Eidechse, (links dorsal, rechts ventral) n. VAN TRIGT.

Bei beiden Gruppen dichotomisieren die Fasern nach Eintritt und geben sie einen größeren aufsteigenden und ein kleineren absteigenden Ast ab.

Bei Eidechsen und Krokodilen ist die Lage dieser Äste wesentlich derjenigen bei den Amphibien ähnlich, indem das größere Bündel, welches auch die sog. *direkte sensitivomotorische Reflexkollateralen* abgibt, dorso-medial verläuft, während ein feinfaseriges, kleineres Bündel hauptsächlich in der Zona marginalis bleibt.

Bei *Schildkröten* und *Schlangen* kommt aber ein Verhalten vor, welches uns mehr an dasjenige bei den Teleostiern erinnert. Bei manchen Schildkröten liegt nämlich ein ganz erheblicher Teil der *Hinterwurzelfasern in dem Seitenstrang* (Banchi) und bei den Schlangen ist dies noch vielmehr der Fall (Cajal, v. Gehuchten, Retzius).

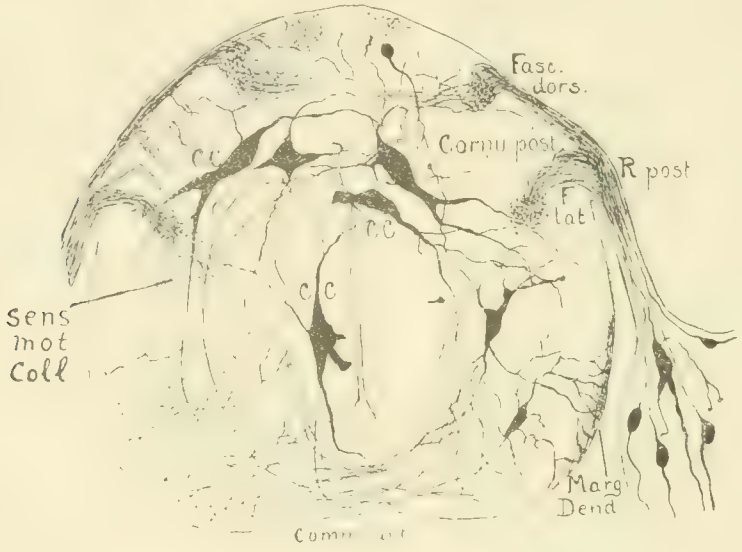


Fig. 82. Hinterwurzelfasern (R. post.) zum Seitenstrang (F. lat.) und zum Hinterstrang (Fasc. dors.) bei Anguis fragilis n. Retzius. C.C. = Kommissur-Zellen.

Dieses *laterale Hinterwurzelbündel* ist meines Dafürhaltens keine seitliche Ausdehnung des lateralen Marginalbündels der Amphibien und anderer Reptilien, sondern ein verschobener Teil der Dorsomedialstränge. Ihr Faserkaliber stimmt vielmehr damit überein, und außerdem ist nachgewiesen worden (Schlangen, Fig. 82), daß die sensitivomotorischen Kollateralen von diesem Bündel abgegeben werden [1]).

Es ist klar, daß man bei Messungen der zentralen, sensiblen Wurzelfasern dieser Tiere und einer Vergleichung mit denjenigen bei andern

[1]) Daß gerade bei den Schlangen das laterale Hinterwurzelbündel so groß ist, ist vielleicht zu erklären durch die Zusammenwirkung der verschiedenen Rückenmarksabschnitte bei der eigentümlichen Lokomotion dieser Tiere. Hier, wie bei den Fischen, ist die Bewegung von allen Segmenten bei der Lokomotion von größter Bedeutung.

Tieren die Tatsache berücksichtigen muß, daß bei Schildkröten und Schlangen nur ein Teil der sensiblen Wurzelfasern im Hinterstrang verläuft. Besonders ein Vergleich zwischen den Hintersträngen dieser Tiere mit denjenigen der Frösche wird wenig zutreffend sein, weil beim Frosch (Seite 153) die Dorsalstränge außerdem vermehrt sind durch absteigende Wurzelfasern des verlängerten Markes. Dadurch erklärt sich, daß ein Vergleich der Hinterstränge auf der gesamten weißen Substanz im Zervikalmark beim Ochsenfrosch (20 %), Schildkröte (Dammonia 16,2 %) und Schlange (11,90 %)[1]) zu ungunsten der genannten Reptilien ausfällt.

Vergleicht man dagegen die geschwänzten Amphibien, bei denen die bulbären Fasern in den Hintersträngen nicht so reichlich sind als beim Frosch, mit den Eidechsen, wo jedenfalls alle Hinterwurzelfasern in dem Hinterstrang verlaufen, dann bekommt man einen zuverlässigen Eindruck der relativen, aufsteigenden Hinterwurzelfaserverhältnisse und ergeben sich denn auch bei der Eidechse günstigere Verhältnisse.

So weist Siren 10.5 % Hinterstrangfasern auf gegen 12.5 % beim Chamäleon. Interessant ist dabei, daß, während man bei den Tieren unterhalb der Reptilien nicht mit Sicherheit eine frontale Akkumulation van Hinterwurzelfasern findet, eine solche *frontale Akkumulation von sensiblen Hinterwurzelfasern* sich wohl *bei den Reptilien* nachweisen läßt.

Auch treten hier (Fig. 80 B) zuerst (Brouwer) *Hinterstrangkerne* in dem Sinne der Goll'schen und Burdach'schen Kerne auf, von welchen eine Projektion der tieferen Empfindungen und feineren Diskrimination auf den Thalamus stattfindet, die auch hier zuerst sogenannte neothalamische Kerne aufweist — d. h. Kerne, welche die Rückenmarks-Sensibilität auf das Vorderhirn projizieren.

So findet man — und das ist einer der bedeutendsten Fortschritte, den das Rückenmark dieser Tiere aufweist — neben der bereits bei niederen Tieren vorhandenen, hier aber viel größeren *spinozerebellären Bahn*, und der anterolateralen Projektion des Temperatur-, Schmerz- und einfachen Tastsinnes (*Tr. spino-mesencephalicus;* Edinger) bei den Reptilien eine Zephalisation der Hinterstränge, mittels einer *medialen Schleife.* — Beim Varan und Krokodil fand Zeehandelaar außer einem medialen Schwanzkern auch deutliche Andeutungen eines frontraleren Goll'schen und eines kaudaleren Burdach'schen Kernes. Daß auch gerade bei den Reptilien die Ausbildung von feineren, sensiblen Endorganen stattfindet ist bereits erwähnt (S. 163 und 35).

Auf die sonstigen Bestandteile des Rückenmarkes dieser Tiere werde ich nicht näher eingehen, weil die Kommissur- oder Bogenfaserzellen und die Strangzellen, wie auch die Strangfasern und deren Kollateralen im Prinzip keine erheblichen Abweichungen von dem Verhalten bei den Amphibien zeigen.

[1]) Die Tiere sind so gewählt, daß sie annähernd gleich groß sind, was ein notwendiger Faktor für solche Vergleichungen ist (Hovy; Vergl. die 2. Fußnote (Seite 173).

Nur ist zu bemerken, daß — wie bei den Fischen — hier unter der vordern Commissura alba eine zweite kommissurelle Verbindung der Vorderhörner vorkommen kann als *Commissura accessoria* (Mauthner).

Dieselbe enthält, wie bei den Fischen, Axonen von *Kommissurzellen* und kreuzende Kollateralen von Strangzellen, wozu schließlich noch heterolaterale Verbindungen der motorischen Dendriten (Comm. prot.) kommen.

Auch eine dorsale Kommissur kann vorkommen, welche, neben Kollateralen von Hinterstrangfasern, Dendriten und sogar Zellen der Bogenfaserelemente enthält.

Namentlich bei Emys (Banchi), aber auch bei Lacerta ist eine solche dorsomediane Lage von Kommissurzellen bisweilen sehr schön ausgeprägt und erinnert an die dorsale Lage vieler Kommissurzellen der Teleostier und an die dorsalen Medianzellen von Amphioxus.

Die Verbindungen, welche dem Rückenmark zuströmen aus frontalen Regionen, stammen auch hier noch wesentlich aus der Oblongata und aus dem Kleinhirn. Diejenigen der Oblongata sind die vestibulo-spinalen Fasern, welche namentlich bei den Krokodilen gut entwickelt sind und im Vorderstrang und Vorderseitenstrang verlaufen. Die retikulären Zellen der Oblongata übermitteln dem Rückenmark außerdem optische, trigeminale und Geruchsreize, die jedoch niemals direkt das Rückenmark erreichen.

Die *Hüllsubstanz* zeigt eine sehr große Annäherung an das Verhalten der Säuger, indem neben den Ependymzellen Zellen vorkommen, welche den Astrozyten ähnlich sind, obwohl die wirklichen Spinnfasern erst bei Vögeln und Säugern auftreten (Cajal). Außerdem dringen meningeale Septen in das Rückenmark durch, welches damit zahlreiche Blutgefäße empfängt, wieder überwiegend in der grauen Substanz.

Die Hüllen des Rückenmarkes bei den Reptilien sind denjenigen bei den Amphibien sehr ähnlich. Auch hier unterscheidet man nach Sterzi zwei Meningen: eine *Dura mater* und eine *Meninx secundaria*.

Dabei bleibt der alte *Perimeningealraum* (welcher jetzt Periduralraum genannt werden könnte), zwischen Dura mater und Periost bestehen und ist sogar recht groß, sodaß der Vertebralkanal viel weiter ist als es dem Umfang des Rückenmarkes mit seiten Häuten entspricht. Dieser Periduralraum ist bei Reptilien nicht mit Schleim- oder mit Fettgewebe gefüllt, auch ist eine Ausbreitung des Ductus endolymphaticus darin nicht wahrgenommen.

Die *Ligamenta denticulata* der Meninx secundaria, welche dem Rückenmarke bei seitlichen Bewegungen eine Stütze verleihen, sind stark entwickelt, namentlich bei den Schlangen (Sterzi).

Geringer entwickelt als die lateralen Ligamenta denticulata sind die *dorsalen* und *ventralen Ligamente*.

Frontal — in der Nähe des Schädels — besteht eine innigere Verbindung mit dem Ligamentum ventrale, wie es bei den höhern Tieren auch vorkommt.

Das Rückenmark der Vögel.

Das *Rückenmark der Vögel* erstreckt sich ebenfalls durch den ganzen Vertebralkanal, und es kommt auch hier nicht zur Bildung einer Cauda

equina oder eines erheblichen Filum terminale. Nur in einem kleinen Teile der Schwanzwirbel fehlt es.

Wie bei den Plagiostomen, Amphibien und Reptilien ist das Rückenmark der Vögel in seinen frühesten Stadien der Entwicklung, nach dem Schluß der Medullarfalte, ein röhrenförmiges Gebilde, welches ein großes Lumen aufweist.

Eine Furche, der Sulcus limitans, trennt die sensible Flügelplatte von der motorischen Grundplatte. Später obliteriert der dorsale Abschnitt des Zentralkanales, und der Sulcus limitans verschwindet. In diesem Stadium zeigt das Mark keine metamere Einteilung. Eine solche tritt aber durch besondere Bildungen (den Nuclei marginales) später an manchen Stellen auf (S. 170).

Das ausgewachsene Rückenmark der Vögel unterscheidet sich von dem der meisten Reptilien durch eine größere Anzahl von Zervikalsegmenten. Dasjenige des Straußes weist dorsal und ventral 51 Wurzelpaare auf, und zwar 15 zervikale, 8 thorakale, 19 lumbosakrale und 9 coccygeale (Streeter). Dasjenige der Taube hat 38 Segmente, 12 zervikale, 8 thorakale, 12 lumbosakrale und 6 coccygeale.

Es zeigt zwei deutliche Anschwellungen, eine zervikale und eine lumbosakrale. Erstere ist das Zentrum des Flügel, letztere dasjenige der Beine.

Die lumbosakrale Anschwellung, welche beim Strauße, infolge der viel kräftigeren Entwicklung der Muskulatur der hintern Gliedmaßen, viel größer als die zervikale ist, dehnt sich dort vom 3. bis zum 15. Lumbosakralsegment aus.

Dorsal weist es eine Eigentümlichkeit auf, welche wir bei allen Vögeln an dieser Stelle finden: den *Sinus rhomboidalis sacralis* (Fig. 83 A), der recht tief ist und sich (beim Strausz) in antero-kaudaler Richtung von dem 7. bis zum 12. lumbosakralen Segment erstreckt (Fig. 83 B).

Es handelt sich hierbei um eine sekundäre Auseinanderziehung der sensiblen Regionen des Rückenmarkes, wahrscheinlich unter den Einfluß der vielen sensiblen Wurzeln [1]), welche an dessen Oberrand eintreten und gerade dort sehr gehäuft sind.

Der Sinus lumbo-sacralis der Vögel bleibt mit einer halbtransparanten, gliösen Substanz, einem Derivat des Septum posterius, gefüllt (Fig. 84).

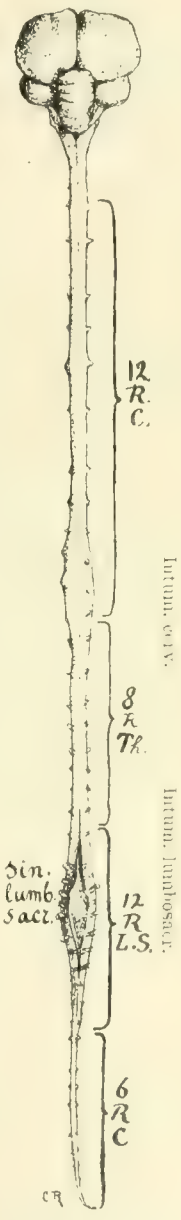


Fig. 83 A. Das Rückenmark der Taube. Dorsalansicht.

[1]) Ähnliche Gründe spielen eine Rolle bei der Entwicklung des Ventriculus quartus der Oblongata (Ingvar). Siehe das folgende Kapitel.

Eine zweite Eigentümlichkeit der Lumbo-Sakralregion besteht in der Vergrößerung der Vorderhörner, welche sich in segmentaler Weise hervorwölben und als *Eminentiae ventrales* medial von den motorischen Wurzeln sichtbar sein können.

Seitlich von diesen Vorwölbungen kommen wieder kleine Erhöhungen am anterolateralen, bezw. lateralen Abschnitt des Rückenmarkes vor, welche von den weiter unten, näher zu beschreibenden großen *Nuclei marginales* (GASKELL'schen- oder HOFMANN-KÖLLIKER'schen *Kernen*), verursacht werden (STRAUSZ).

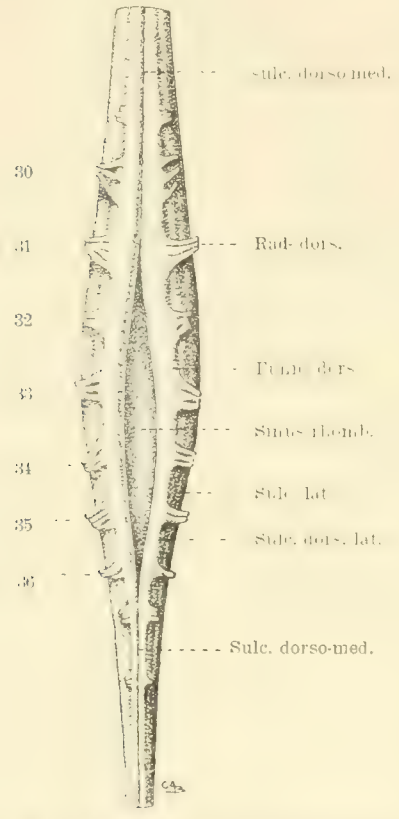


Fig. 83 B. Das Lumbo-sakralmark des Straußes mit dem Sinus rhomboidalis; n. STREETER. Man beachte die großen Hinterwurzeln, welche an den Rand des Sinus eintreten.

Auch beim Kasuar ist der Zustand ähnlich; aber bei andern Vögeln sind die von den letztgenannten Kernen verursachten Erhöhungen so gering, daß man sie kaum mit der Lupe sehen kann.

Kaudal von der Lumbalanschwellung verjüngt sich das Rückenmark schnell.

Die *Vorder-* und *Hinter-Wurzeln* haben die für die höhern Vertebraten übliche Anordnung und treten etwa auf demselben Niveau aus. Die Ventralwurzeln verlassen das Rückenmark in vielen dünnen Bündelchen, die Dorsalwurzeln, wie üblich, in einigen dicken Bündeln.

Der Umfang der Vorderhörner ist bei vielen Vögeln, namentlich beim Strauß, viel größer als derjenige der Hinterhörner, welche nur im obersten Halsmark (Fig. 88) durch die Entwicklung des spinalen Trigeminuskernes größer sind.

Die Gruppierung der motorischen Elemente in den Vorderhörnern ist deutlicher als bei den Reptilien und erlaubt eine Einteilung in eine größere Zahl von Zentren.

Wir finden darin eine *mediale Gruppe*, welche wohl die älteste Gruppe ist und die Stammesmuskulatur innervieren dürfte. (Sie wird von STREETER Ventrolateralgruppe genannt.)

Seitlich davon liegen, namentlich in den Anschwellungen, die lateralen und dorsolateralen Gruppen, welche die Extremitätenmuskulatur innervieren.

So liegen die Zellen des M. pectoralis major (des Fliegmuskels) nach

Fig. 84. Querschnitt durch die Zervikalanschwellung (oben) das Thorakalmark (Mitte) und die Lumbo-Sakral-Anschwellung (unten) des Huhnes (gleiche Vergrößerung).

Sano in der Halsanschwellung in einem Kern, welchen er als „grand noyau central" bezeichnet und der — wie mir nach seiner Beschreibung scheint — mit dem lateralen Kern Streeter's korrespondiert.

Bei den *Lauf*vögeln zeigt dieser Kern in der Halsanschwellung keine so erhebliche Hypertrophie.

Bei diesen Tiere haben dagegen die *lateralen* und *dorsolateralen Zellen* der Lumbalanschwellung sehr zugenommen, und verursachen sie dort eine typische Umgestaltung des Vorderhorns.

Die Dendriten der Vorderhornzellen bilden nur bei ganz jungen Embryonen einen *marginalen Dendritenplexus*, namentlich am anterolateralen Rande. Später (Fig. 85) ist davon nichts, oder nur wenig übrig.

Anstatt dessen (?) findet man dort aber an dem anterolateralen Rande die *Nuclei marginales* von Gaskell (oder Hofmann: Fig. 84 unten), welche sich von Zellen ableiten lassen, die bei niederen Wirbeltieren in den Vorderhörnern liegen.

Dieselben sind bei Vögeln viel mächtiger entwickelt als bei den Reptilien und werden dort eingeteilt in *Nuclei marginales majores* und *minores*.

Die erstgenannten, von welchen beim Strauß etwa sechs Paar wahrgenommen werden, bilden Verdickungen [1]), welche seitlich von dem Austritt der Vorderwurzeln im *Lumbosakralmark* hervorwölben können.

Die *Nuclei marginales minores* finden sich im *Zervikalmark*.

Die Zellen dieser Kerne gleichen denen der Ventralhörner, wovon ihre Herkunft von Kölliker ontogenetisch nachgewiesen wurde.

Zwischen ihnen und den Ventralhörnern kommen ausgewanderte Zellen vor, welche nicht die ganze Verschiebung mitgemacht haben.

Ich habe beim Krokodil bereits darauf hingewiesen, daß wir in diesen peripheren Zellgruppen wahrscheinlich eine weitere Ausbildung des Prozesses des peripheren Dendritenauswachsens sehen dürfen, welches bei Fischen und Amphibien so auffallend ist.

Daß es gerade in dem antero-lateralen Abschnitt des Rückenmarkes zu einer Verschiebung des Zellleibes selber kommt, ist insofern nicht auffallend, als auch die periphere Verästelung der Dendriten (welche bei den primitivsten Vertebraten — vergl. Fig. 54 — noch über die ganze Peripherie des Rückenmarkes vorkommt) sich später (vergl. Fig. 82) mehr auf den anterolateralen Abschnitt desselben zuspitzt und nun vielleicht in der anterolateralen Verlagerung einiger Zellen ihren Abschluß findet.

Immerhin ist es sonderbar, daß, soweit wir jetzt wissen, die eigentlichen *Vorderwurzelzellen* selber diese Migration nicht mitmachen [2]).

[1]) Nicht zu verwechseln mit den Eminentiae ventrales (S. 168), welche medial von der Vorderwurzeln vorkommen können und den Vorderhörnern selber entsprechen.

[2]) Von Lenhossek (Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden, 1894, S. 81) hat bei Hühnchenembryonen Kommissurzellen in den Randzellen nachgewiesen. Kölliker (l. c.) äußerte — wohl aus diesem Grunde — die Möglichkeit, daß es alle Kommissurzellen sind. Streeter weist jedoch darauf hin, daß die Commissura ventralis von Struthio camelus keine Verdickungen in dem Niveau dieser Kerne aufweist.

Daß die Kerne (in direkter oder indirekter Weise) doch etwas mit den Wurzeln zu tun haben, wird bewiesen durch ihre metamere Anordnung.

Die wenig eckige Gestalt ihres Körpers ermöglicht es, daß die auch von KÖLLIKER geäußerte Meinung zutrifft, daß es darunter sympathische Elemente gibt.

Wir haben bei den Reptilien gesehen, daß ein Teil der viszeromotorischen Zellen, die Ursprungszellen der LENHOSSEK'schen Hinterwurzelfasern, einen Anteil an dem Aufbau des marginalen Dendritenplexus haben, und so wäre es möglich, daß es sich teilweise um verlagerte, den v. LENHOSSEK'schen Zellen verwandte, sympathische Elemente handelt [1]).

Ihre Lage und intime Dendritenverbindung in dem anterolateralen

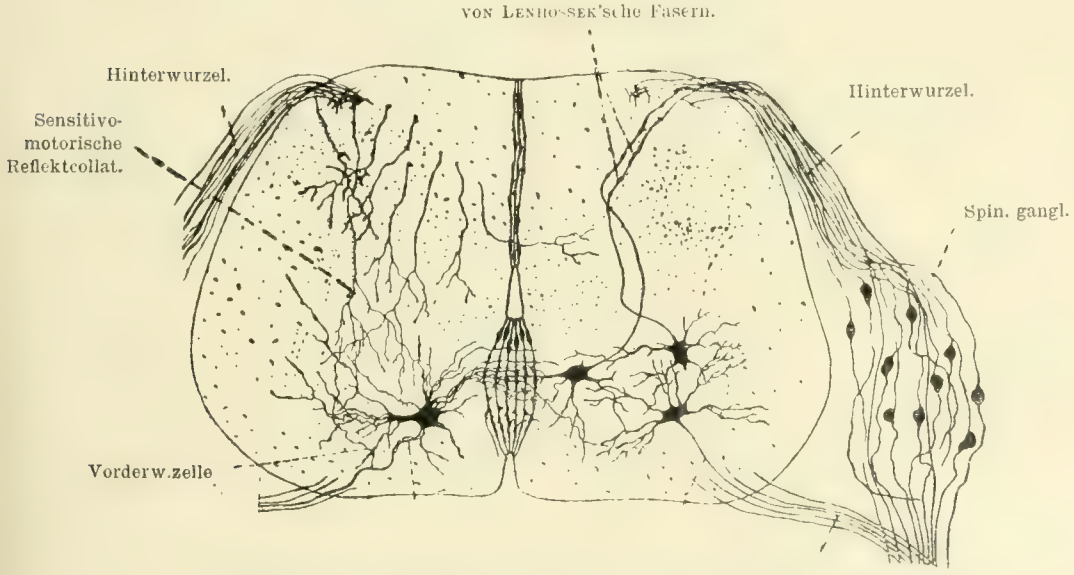


Fig. 85. Schnitt durch das Halsmark eines Hühnchen-Embryos, n. VAN GEHUCHTEN. Zur Demonstration der v. LENHOSSEK'schen Zellen und Fasern.

Trakt des Rückenmarkes würde damit nicht im Widerspruch stehen; denn wir dürfen als sicher annehmen, daß dieser Trakt auch bei den Vögeln gekreuzte Fasern des Temperatur- und Schmerzsinnes führt, und wir wissen, daß gerade diese Sinnesqualitäten stets mit erheblichen vasomotorischen Änderungen zusammengehen (FABRITIUS).

Auch würde dies erklären, weshalb das Axon dieser Zellen nie in den Vorderwurzeln verfolgt werden konnte.

Verlassen die Axonen dieser Zellen aber das Rückenmark durch die Hinterwurzeln? Nachgewiesen ist dies nie, und somit müssen wir als zweite Möglichkeit (wahrscheinlich: erste) daran denken, daß die Zellen der

[1]) Um wirkliche v. LENHOSSEK'sche Elemente handelt es sich dabei sicher nicht, da diese nicht oder kaum im Lumbalmark vorkommen.

Randkerne überwiegend Kommissur- (und Strangzellen?) zellen sind (s. u.).

Die nach v. LENHOSSEK benannten *motorischen Hinterwurzelfasern* (Fig. 85) sind von diesem Forscher bei den Vögeln entdeckt und oft bestätigt worden (CAJAL, VAN GEHUCHTEN, RETZIUS, MARTIN). Sie sind bei Vögeln nur im Zervikalmark, in dem medialen und lateralen Abschnitt der Vorderhörner, nachgewiesen.

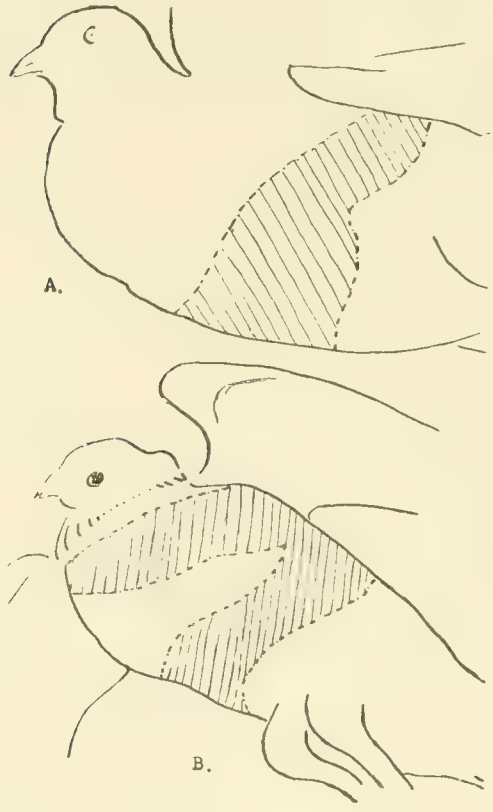


Fig. 86. Ausdehnung der Thorakalsegmente bei der Taube, n. DEELMAN.

In 86 A sind zwei angrenzende Thorakal-Wurzeln durchschnitten. Die schraffierte Zone ist anaesthetisch. In 86 B sind oral und kaudal von einer Wurzel zwei Wurzeln durchschnitten. Die schraffierten Zonen sind anaesthetisch [2]).

Weshalb gerade das Zervikalmark diese groben viszeromotorischen Hinterwurzelfasern aufweist, ist nicht bekannt [1]). Vielleicht finden sich dort auch feinere viszeromotorische Hinterwurzelfasern, deren Ursprungszellen in dem intermediären Grau (zwischen Vorderhörnern und Hinterhörnern) liegen dürften. Auch in dem Thorakal- und Lumbal-Mark kommen vielleicht, durch die Hinterwurzeln austretende (sympathische) Elemente vor, obgleich es wohl als sicher betrachtet werden darf, daß die Mehrheit der viszeromotorischen Fasern bei den Vögeln das Rückenmark bereits durch die Vorderwurzeln verläßt.

Die *viszerosensiblen Fasern* treten mit den *somatosensiblen Fasern* durch die *Hinterwurzeln* ein.

Dieselben entstammen alle den extraspinalen Ganglienzellen. Die periphere Verteilung der Hautfasern ist von SPARVOLI, eingehender aber von DEELMAN untersucht (bei Tauben). Dieser Forscher fand auch hier eine erhebliche gegenseitige Bedeckung — etwa zur Hälfte — der Dermatome, welche auf dem Rumpfe eine ausgesprochene Trapezform, sogar Dreiecksform [2]),

[1]) Wie bereits bei den Reptilien erwähnt wurde, sieht BECCARI in ihnen eine Vorstufe von Accessorius-Wurzelfasern. Ihr peripheres Ende ist aber nicht ermittelt (S. 161).

[2]) Der Dorsalast der gesparten Wurzel ist offenbar zu schwach, um allein das Rückenfeld reizbar zu machen.

mit ventraler Basis aufweisen, was vom Autor dem größeren ventralen Umfang des Körpers zugeschrieben wird.

Die *zentralen Ausläufer* der Ganglienzellen verlaufen alle in den Hintersträngen.

Ein Seitenstrangwurzelbündel, wie bei den Schlangen und Schildkröten, wo es die direkten sensitivomotorischen Kollateralen abgibt, ist hier nicht vorhanden, und die Vögel stimmen mehr mit den Eidechsen (und Krokodilen) überein, weil hier das Hinterwurzelbündel, welches die sensitivomotorischen Kollateralen (Fig. 85) abgibt [1]), wieder den Platz in den Hintersträngen selber eingenommen hat.

Die Ursache des verschiedenen Verhaltens jenes Bündels ist vorläufig nicht anzugeben. Möglicherweise hängt es damit zusammen, daß die Hinterstränge bei den Vögeln relativ weniger entwickelt sind als bei den genannten Reptilien und darin mehr Platz vorhanden ist.

Obwohl die Hinterstränge dieser Tiere also Fasern enthalten, welche bei Schlangen und Schildkröten außerhalb derselben liegen, sind sie bei den Vögeln doch schmäler als bei den genannten Reptilien.

Brouwer fand den Prozentsatz des Hinterstrangareales zu der Gesamtheit der weißen Substanz im Zervikalmark der Vögel von 7 % bis 8,7 % und meine eigenen Messungen bestätigen dies (beim Huhn 7,7 %).

Bedenken wir, daß er bei den Reptilien, sogar bei den kleineren, nicht weniger als 10,40 % fand (bei Dammonia fand ich sogar 16,2 %), dann ist es klar, daß der Prozentsatz der Hinterstrangfasern bei den Vögeln erheblich niedriger ist.

Brouwer meint, daß die Abnahme der Hinterstränge bei den Vögeln nur scheinbar sei, indem die kräftig entwickelten tektospinalen und vestibulospinalen Bahnen hier einen so großen Zuwachs der Vorder- und Seitenstränge verursachen, daß dadurch die Prozentzahl der Hinterstränge gedrückt wird. Daß dies nicht der einzige Grund des relativ geringen Prozentsatzes der Hinterstränge sein kann, geht aus folgendem hervor: Man kann die Zunahme der Seiten- und Vorderstränge ausschalten, indem man den Umfang der Hinterstränge mit dem Umfang nicht mit der übrigen weißen, sondern mit der grauen Substanz vergleicht.

Ich gebe hier *das Verhaltnen* [2]) *der Hinterstränge zu der grauen Substanz*

[1]) Vergleiche hierzu Fig. 63, wo der Hinterwurzel-Vorderhornreflex noch durch Dendriten-verästelung in den Hinterhorn übermittelt wird. (Vergl. auch S. 74 und 75.)

[2]) Beim Anstellen solcher Vergleichungen muß man immer berücksichtigen, daß bei größeren Tieren der Querschnitt der weißen Substanz im Vergleich zu dem Querschnitt der grauen sehr zunimmt, wie von Hovy für das Rückenmark nachgewiesen wurde. Dies gilt namentlich noch ganz besonders für die Hinterstränge. Deshalb ist in dieser Tabelle das größte der anuren Amphibien mit einem relativ kleinen Vogel und einem relativ kleinen Reptil verglichen, damit die Körpergröße nicht allzu verschieden ist. Beim Strauß (Streeter) ist der Prozentsatz für die Hinterstränge größer; aber ein solcher Vergleich wäre unzulässig.

im oberen Zervikalmark bei einem Amphibium, einem Reptil, einem Vogel und einigen kleinen Säugern.

Rana mugiens	40 [1]) %
Dammonia subtr.	75 %
Gallus domesticus	22 %
Didelphys	40 %
Putorius	46 %
Oedipomidas	50 %
Callithrix.	62,5 %
Leontopitheeus.	70 %
Cebus fatuellus.	132 %

Aus dieser Tabelle [2]) ergibt sich aufs deutlichste, daß die progressive Entwicklung der Hinterstränge selbst in der Reihe der Wirbeltiere bei den Vögeln einen Rückschlag erfährt.

Bezüglich der Ursache dieser Verringerung der Hinterwurzelfasern bei den Vögeln können wir meines Erachtens zwei Möglichkeiten unterscheiden. Erstens kann die ganze sensible Faserzufuhr (also die ganze Hinterwurzel) kleiner sein, zweitens nur diejenige der Hinterstränge, während z. B. die mehr oder weniger direkte Endigung der sensiblen Fasern in den Hinterhörnern (die lokale Endigung) dieselbe geblieben ist.

In dem ersten Fälle müßte die Entwicklung der peripheren Sensibilität bei Vögeln überhaupt geringer sein als bei den beiden angrenzenden Tierklassen, was — wie mir von zoologischer Seite mitgeteilt wird — tatsächlich der Fall ist. Der geringe Umfang der hinteren Extremitäten und die Bedeckung des übrigen Körperabschnittes mit Federn, bringt dies vielleicht mit sich.

Obwohl die Federn auch mit sensiblen Organen verbunden sind, macht die ganze Lebensart in der freien Luft es wahrscheinlich, daß die Tiere viel weniger mit Objekten in Berührung kommen. Infolge dessen sind auch die sensiblen Wurzeln selber relativ etwas dünner als bei den andern Tieren.

Dies ist meines Erachtens jedoch nicht in einem solchen Maße der Fall, daß es schon allein genügen würde, die geringe Entwicklung der Hinterstränge zu erklären.

Ein zweiter Faktor wird wohl sein, daß die Endigung der meisten absteigenden Fasern in dem Hinterhorn schon sehr bald stattfindet, und die aufsteigende Strecke der Hinterwurzelfasern auch nur gering, und dadurch die Akkumulation der Fasern nicht sehr beträchtlich ist.

[1]) Für diese hohe Ziffer (verursacht durch bulbäre Wurzelfasern) siehe S. 153.

[2]) Nur bei den kleinsten Säugern: Maus und Spitzmaus, erhält man eine Zahl, welche derjenigen des Huhnes ähnlich ist. Diese Tiere sind aber so viel kleiner als das Huhn, daß sie nicht zum Vergleich herangezogen werden dürfen. Cebus ist reichlich grosz.

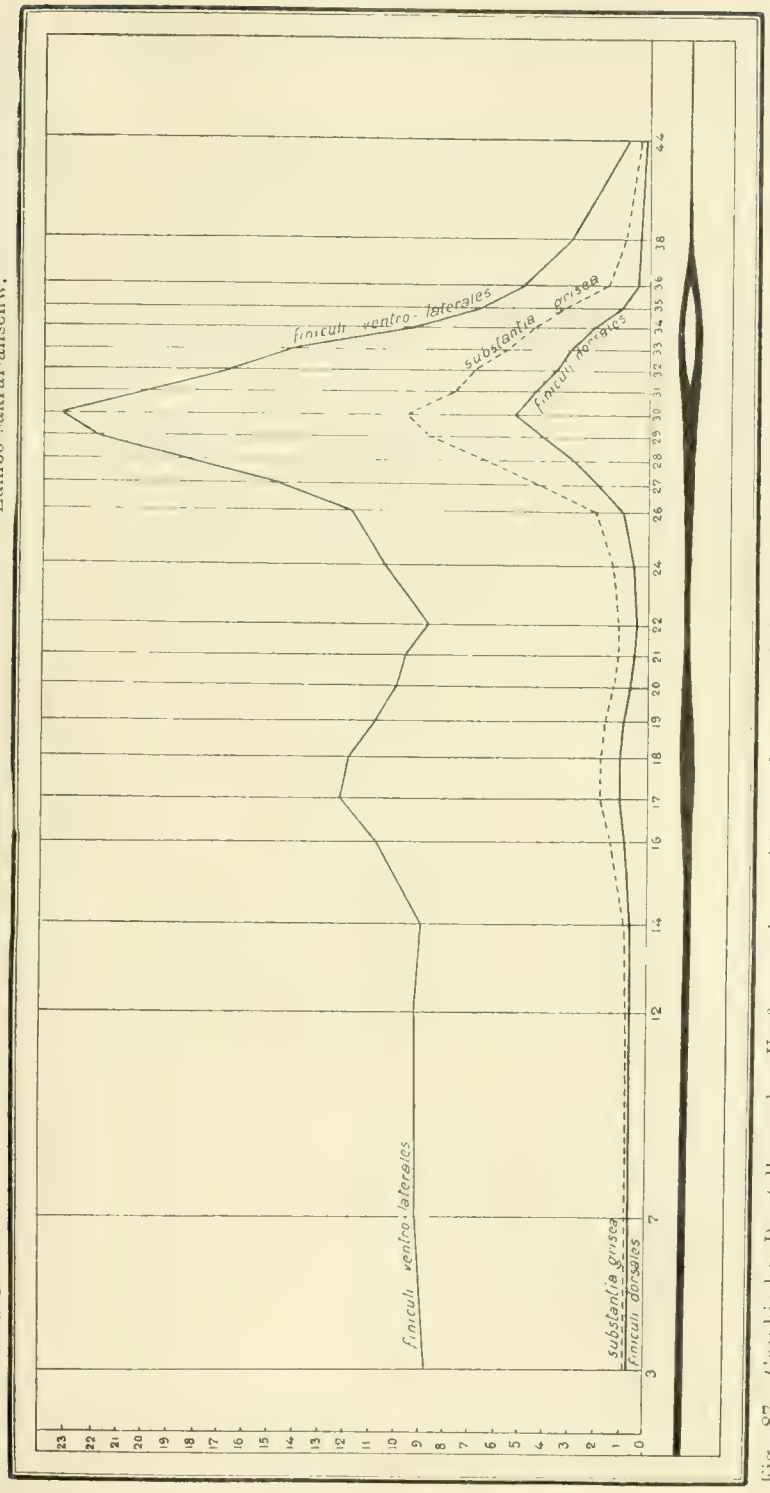


Fig. 87. Graphische Darstellung des Umfanges der weißen und grauen Substanz in dem Rückenmark des Straußes; n. STREETER. Man beachte die starke Zunahme in der Lumbo-Sakralregion und die geringe Zunahme in der Zervikal-Anschwellung.

Dieser Schluß wird durch die degenerativen Untersuchungen FRIEDLÄNDER's bestätigt, der nach Rückenmarksdurchschneidungen feststellen konnte, daß weitaus die Mehrheit der Hinterstrangfasern bald in die graue Substanz der Hörner eintritt. Mit Hinsicht darauf ist auch die Tabelle STREETER's (Fig. 87) interessant, woraus hervorgeht, daß der große Zuwachs der Hinterwurzelfasern, welche das Rückenmark im 30. Segment (Lumbosakralanschwellung) aufweist, bereits im 26. verschwunden ist, und daß also die Auflösung der Wurzelfasern in der grauen Substanz bei den Vögeln sehr rasch und innerhalb weniger Segmente erfolgt.

Hieraus geht hervor, daß die Vögel in sehr starkem Grade Reflextiere sind und der bekannte Versuch, daß ein geköpftes Huhn noch lange Zeit herumlaufen kann, findet hierin wohl ein Kollarium, wie auch STREETER betont.

Daß die Ausbildung von längern, über viele Segmente verlaufenden Fasern bei den Vögeln weniger stattfindet als bei den Reptilien, und die Endigung der direkten sensitivo-motorischen Bahn kürzer gedrängt ist als dort, ist auch damit in Übereinstimmung, daß die lokomotorischen Organe bei den Vögeln sich auf gewisse Segmente beschränken, während bei den Schlangen aus Mangel an lokalisierten Lokomotionsorganen der ganze Rumpf daran Anteil hat.

Auch den vierbeinigen Reptilien und den niederen Sängern gegenüber ist der Lokomotionsapparat der Vögel ein mehr lokalisierter, werden doch beim Fliegen nur die Vordergliedmaßen und beim Gehen nur die Hintergliedmaßen gebraucht, während bei vierbeinigen Reptilien und niedern Säugern eine stetige und exakte Koordination zwischen Vorder- und Hinterbeinbewegungen stattfindet.

Wer sich jemals Mühe gegeben hat, einen Vogel zu beobachten, der sich mittels Flattern und Laufen zugleich fortbewegen will, wird von der geringen Koordination zwischen den Bewegungen der vordern und hintern Lokomotionsorgane überrascht worden sein.

Doch enden nicht alle Fasern der Hinterstränge so bald im Marke. Ein kleiner Teil steigt bis zum Anfang der Oblongata auf.

Dieser Teil wurde von FRIEDLÄNDER und INGVAR degenerativ dargestellt durch Rückenmarksdurchschneidungen bei Tauben. Dabei ergab sich, daß vereinzelte Fasern aus dem Lendenmark, im oberen Halsmark, medial neben dem Septum posterius liegen, während solche aus frontaleren Wurzeln sich lateral an die bereits eingetretenen Fasern legen.

Ich gebe in Figur 88 Abbildungen von den *Hinterstrangkernen*. Namentlich der mittlere sog. Schwanzkern ist sehr konstant (ZEEHANDELAAR), der GOLL'sche und BURDACH'sche nur angedeutet und die daraus hervorgehende *mediale Schleife* ist denn auch noch sehr klein.

Außer den bis jetzt beschriebenen, groben Hinterstrangfasern gibt es in den Hinterwurzeln mehr lateral gelegene, feinere Elemente.

Dieses laterale Wurzelbündel ist viel kleiner als das mediale und

Fig. 88 A.

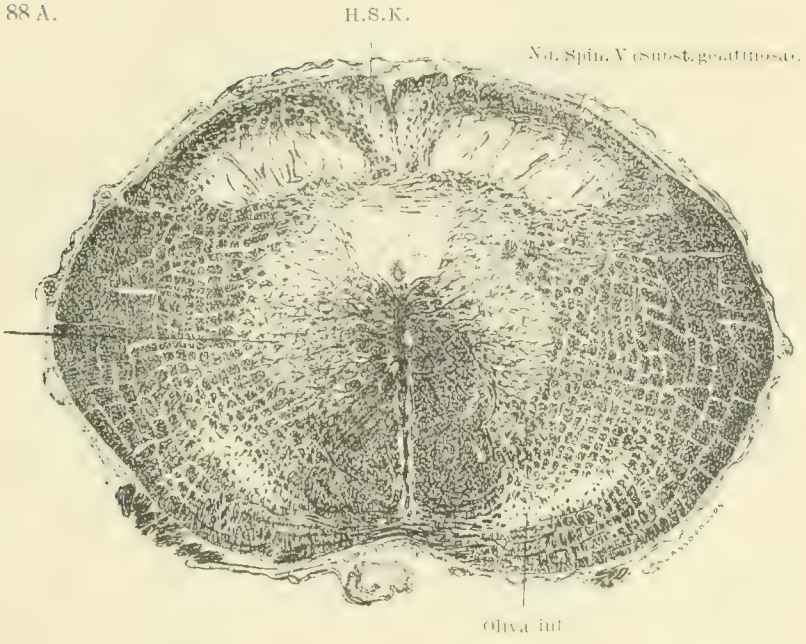


Fig. 88 B.

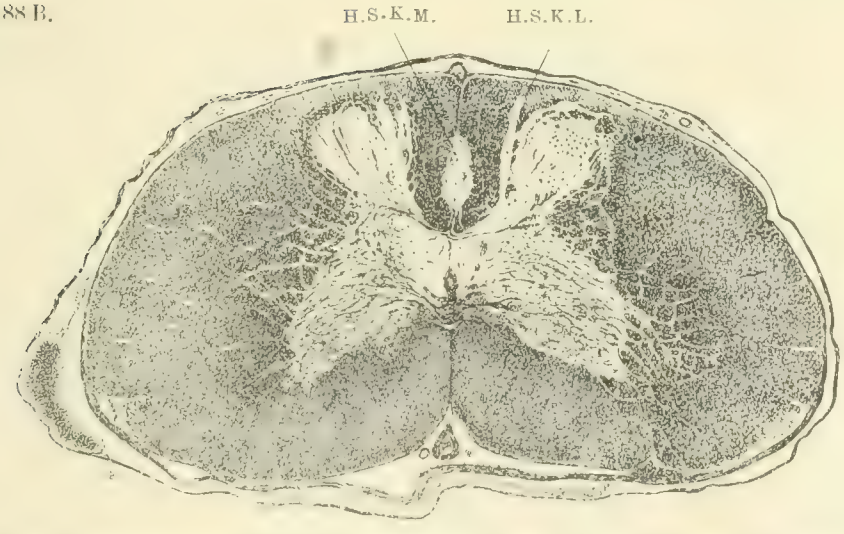


Fig. 88 A Hinterstrangkern (H. S. K.) und spinaler Trigeminuskern (Nu. Spin. V) des Kasuars.
Fig. 88 B. Mittlere (H. S. K. M.) und laterale (H. S. K. L.)
Hinterstrangkerne von Cacatua roseicapilla.

seine Kollateralen entwickeln sich später als das große Kollateral-System der eigentlichen Hinterstränge (Ramon y Cajal).

Seine Fasern verästeln sich namentlich in der Lissauer'*schen Randzone*, aber auch in der hier noch spärlich entwickelten Substantia gelatinosa Rolando, die bei den Vögeln nur im obern Halsmark eine weitere Ausbildung erlangt unter Einfluß der spinalen Trigeminuswurzel (Fig. 88 A).

Die Funktion dieses Bündels ist nicht genügend bekannt. Da seine Fasern keine sensitivo-motorischen Kollateralen abgeben und auch nicht in den Hintersträngen aufsteigen, handelt es sich hierbei offenbar um Fasern, deren Reflexbogen ein lokaler ist.

Fig. 89 Querschnitt durch das Rückenmark eines 4tägigen Hühnerembryos, n. Cajal. W = Wachstumskolben der Achsenzylinder. K = Vorderwurzel.

Welch eine bedeutende Rolle die lokalen Reflexe im Rückenmark dieser Tiere spielen, geht auch aus der Betrachtung der *sekundären Neuronen* des Rückenmarkes hervor.

Als solche sind hier wieder in erster Linie die Neuriten der *Kommissurzellen*, die *Bogenfasern* von His, zu erwähnen, welche bei den Embryonen dieser Tiere, wie bei den niedersten Vertebraten, namentlich in dem hinteren Abschnitt der grauen Substanz liegen (Fig. 89 und 90).

Im ausgewachsenen Tiere dürfte die größte Zahl ihrer Ursprungszellen von den sensiblen Hinterhörnern sich allmählich in dem motorischen Vorderhorn anhäufen [1]).

Daß sie auch in den marginalen Kernen nachgewiesen sind, ist bereits erwähnt (2te Fußnote S. 170).

Weitaus die Mehrheit bleibt jedoch in der grauen Substanz der Hörner.

Ihre in der Commissura anterior kreuzenden Achsenzylinder senden auf- und absteigende Äste in die Vorderseitenstränge, während Kollateralen davon sich auch in dem Vorderhorngrau derselben Seite verästeln.

[1]) Eine etwas andere Verlagerung der retikulären Elemente, denn darum handelt es sich hier, finden wir in der Oblongata (vergl. Kapitel VI).

Wir haben gesehen, daß diese Zellen zu den allerältesten Bestandteilen des Rückenmarkes gehören, und daß sie bereits als dorsale Medianzellen nachgewiesen sind bei Amphioxus, wo die frontalen Kommissurzellen ihre Achsenzylinder rückwärts schicken, während die hintern Zellen ihre Achsenzylinder nach Kreuzung in frontaler Richtung aussenden (s. Seite 108).

Es ist nun interessant, daß Bok in Hühnerembryonen (wo sie bereits vor dem Auswachsen der motorischen Wurzelzellen zur Entwicklung gelangen) fand, daß die frontalen Kommissurzellen ihre Achsenzylinder rückwärts schicken, während die kaudalen Kommissurzellen dieselben in frontaler Richtung senden. Das will also sagen, daß die Halsreize aboral ablaufen und die Schwanzreize oral. Erst später tritt eine Dichotomie an diesen Fasern auf und gleicht sich dadurch dieser Unterschied mehr oder weniger aus.

Ein Blick auf die Tabelle Streeter's überzeugt uns davon, daß die ventrolateralen Stränge der weißen Substanz in der Zervikal- aber namentlich in der Lumbalanschwellung stark an Umfang zunehmen. Es ist aber auch deutlich, daß diese Zunahme eine lokale ist, und daß sie, gerade wie es mit den Hintersträngen der Fall war, bald vor und nach der Anschwellung aufhört, sodaß es sich meistens um kurze Neuronen handelt, welche ziemlich naheliegende Segmente vereinigen.

Den Kommissurzellen folgen in der Entwicklung die *Strangzellen* mit ihren homolateralen Axonen. (Fig. 90 D).

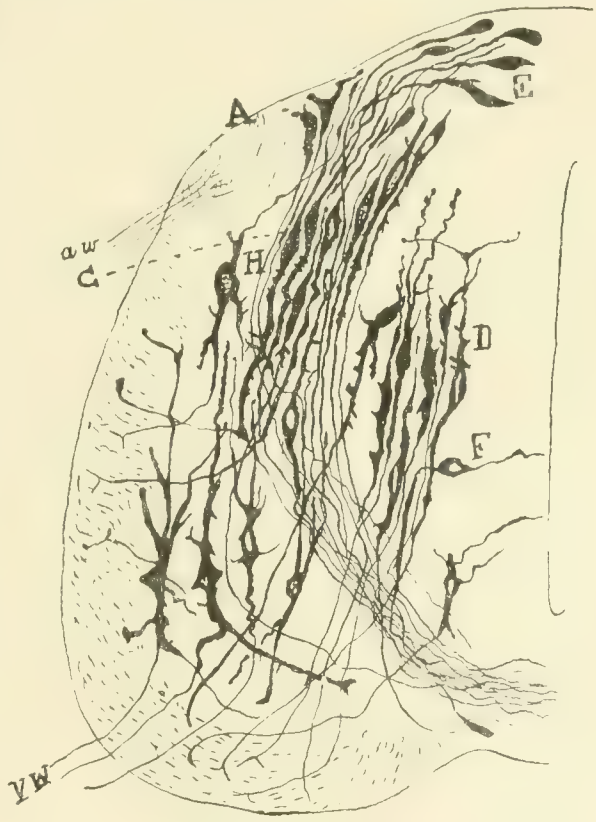


Fig. 90. Rückenmark eines Hühnerembryos des 5ten Tages n. Cajal.
E und C = Kommissurzellen.
H und D = Homolaterale Strangzellen.

Sie liegen überwiegend in der Mitte des Graus und senden viele Dendriten in der Richtung der Hinterwurzeln. Ihre Axonen verlaufen besonders im Seitenstrang, obgleich auch die Vorder- und Hinterstränge solche enthalten. Im allgemeinen hat ihr Achsenzylinder keinen langen Verlauf und endet nach Dichotomie und unter Abgabe von Kollateralen bald in den angrenzenden Segmenten.

Doch gibt es im Vogelmarke eine nicht so ganz geringe Zahl von

längeren endogenen Neuronen. Een Teil der Kommissur- oder Bogenfaserzellen bildet längere aufsteigende Bahnen in dem Vorder-Seitenstrang, und wir haben darin die gekreuzte vitale Bahn des Schmerz- und Temperatursinnes, des allgemeinen Berührungsgefühles (und primitiven Muskelsinnes?) zu sehen: die *spino-bulbären* und *mesenzephalen* Fasern (Fig. 91), welche wir als die älteste aufsteigende sensible Bahn kennen gelernt haben, und welche in dem Tegmentum und dem Tektum des Mittelhirns mit statischen und optischen Empfindungen in Korrelation treten.

Auch gibt es längere gleichseitig aufsteigende Bahnen (siehe Fig. 91, in welchen oben die in der Intumescentia cervicalis nach einseitiger Lendenmark—Durchschneidung auftretenden, aufsteigenden Degenerationen gezeichnet sind).

Dabei sind die *aufsteigenden Kleinhirnseitenstrangbahnen* (K. H. S. B.) zu erwähnen, denen wir auch bereits bei niederen Tieren begegneten.

Während wir bei den Fischen nur eine Projektion der *zervikalen* Sensibilität auf das Zerebellum fanden (Trigliden z. B.), aber die Projektion der übrigen Rückenmarksabschnitte auf das Kleinhirn dort zweifelhaft ist, finden wir bei den Vögln eine ganz bedeutende Entwicklung jener Fasersysteme im ganzen Rückenmarke bis tief hinunter im Lumbalmark.

Nach Friedländer's Beobachtungen — Ingvar konnte dies bestätigen — entsteht die spinozerebelläre Bahn der Vögel bereits auf dem Niveau der letzten Lumbalnerven. Sie verläuft ungekreuzt frontalwärts (nach Abgabe einer kaudalen Dichotomie) nahe der Peripherie des Marks von der Spitze des Hinterhornes bis zu derjenigen des Vorderhornes, also den ganzen Seitenrand des Markes einnehmend. Auf frontalerem Niveau wird sie erheblich verstärkt.

Ein Teil der Fasern schließt sich in der Oblongata dem Corpus restiforme an, tritt mit dem hinteren Kleinhirnarm in das Zerebellum und ist somit als dorsaler spinozerebellärer Trakt zu betrachten, während ein kleinerer Abschnitt frontaler zieht, um sich dann aufwärts und rückwärts biegend durch das Velum medullare anticum in das Kleinhirn einzusenken, wo er teilweise in der Decussatio Cerebelli kreuzt.

Außerdem gibt es noch ein System von gleichseitigen Fasern, welche in dem ventro-medialen Abschnitt des Rückenmarkes, nahe der Fissura mediana anterior, auf- und absteigen (Fig. 91).

Die Funktion dieses Bündels und ihr Homologon in solcher Ausdehnung ist uns bis jetzt bei den Säugern unbekannt.

Von den aus frontaleren Abschnitten zum Rückenmark *absteigenden Neuronen* ist an erster Stelle eine *eferente Kleinhirnbahn* zu erwähnen, welche, den aufsteigenden Tr. spino-cerebellaris an der medialen Seite begleitend bis ins Lumbalmark hineinverfolgt werden kann (Frenkel).

Es handelt sich dabei vielleicht um das Homologen des *Hakenbündels* der Säuger (*Fasciculus uncinatus*), welches (teilweise) gekreuzt aus dem Dachkern des Kleinhirns hervorgeht.

Neben diesen kommt eine, gerade bei den Vögeln ganz mächtige absteigende Verbindung aus dem *Tectum opticum* und den Kernen des *Vestibularis* vor (MÜNZER und WIENER, WALLENBERG).

Beide tragen zu der Vergrößerung des Vorder- und Vorderseitenstranges bei, die optische Faserung besonders zu der des Vorderstranges.

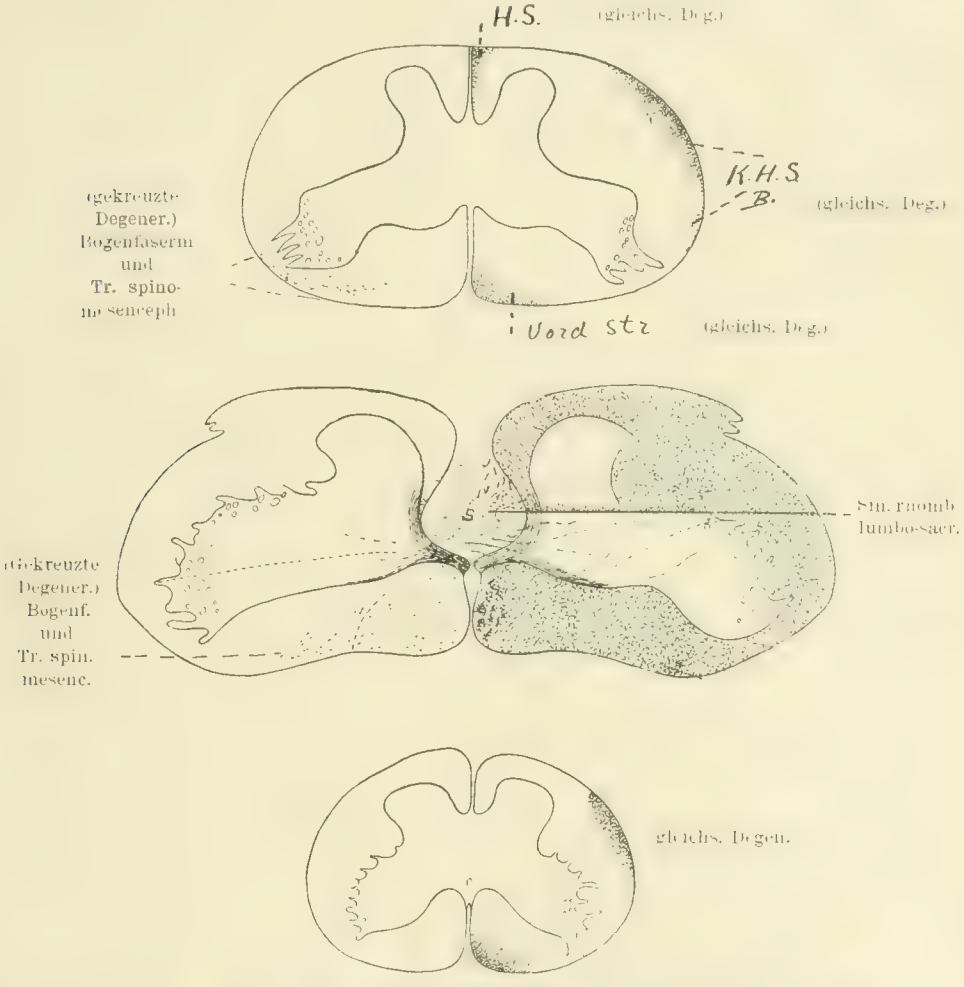


Fig. 91. Taube, deren rechtes Hinterhorn im Lumbalmark (mittlere Figur) durchschnitten wurde. Gleichseitig aufsteigende Degeneration im Zervikalmark in den Hintersträngen, Vorder- und Hinterseitensträngen (Kleinhirn-Seitenstrangbahn) und gekreuzt aufsteigende Degeneration der spino-mesenzephalen Fasern. Gleichseitig absteigende Degenerationen im Sakralmark. N. FRIEDLÄNDER.

Es würde mich auch nicht wundern, wenn der bei den Vögeln bereits deutlich entwickelte *Nucleus ruber* des Mittelhirns seine Axonen — wie bei den Säugern — in das Rückenmark schickte. Ihr Verlauf wäre, wie dort, in dem medialen Abschnitt des Seitenstranges zu suchen.

Wir sehen aus diesen Wahrnemungen, daß das Rückenmark dieser Tiere außer dem mächtigen, stark lokalisierten Eigenapparat erhebliche absteigende Verbindungen mit dem Kleinhirn, dem Vestibular-Apparat und dem optischen System hat, was uns bei solchen exquisiten Gleichgewichtstieren nicht wundern kann.

Eine Vorderhirn-Rückenmarks—Bahn im Sinne der Rückenmarkspyramide der Säuger ist bei den Vögeln nicht nachgewiesen [1]). Die Bahnen, welche das Rückenmark influenzieren, sind wesentlich vitaler *Natur*, d. h. sie entstammen den Zentren der Gleichgewichtsorgane (Vestibularis), der Statik (Zerebellum und Adnexa) und der optischen oder Photostatik (Tektum), also gerade den Zentren, welche auch mit den ersten aufsteigenden sekundären Bahnen der primitiven Rückenmarks-Sensibilität, einschließlich der primitiven Muskelsensibilität (mesenzephalier V Kern) in Korrelation treten.

Die *Hüllsubstanz* des Vogelmarkes ist hoch entwickelt und zeigt neben den üblichen radiären Ependymfasern kurzfaserige und langfaserige Astrozyten, namentlich um die Gefäße und an dem Rande des Markes. Für weitere Einzelheiten verweise ich nach den Arbeiten von Golgi, Cajal, Lenhossek, Lacchi und Retzius (welche jedoch vielfach den Nachteil haben, nur ziemlich junge Entwicklungsstadien dieser Substanz zu beschreiben) und denjenigen Achuccarro's.

Die *Hüllen* des Markes sind denen der Reptilien sehr ähnlich. Es besteht eine Dura mater und eine Meninx secundaria (Sterzi).

Nach Streeter soll beim Strauß die Meninx secundaria sich bereits in eine typische Pia mater und ein Arachnoid getrennt haben, dessen Wände mit Endothel bekleidet sind und nur wenige Trabekeln aufweisen.

Der Perimeningeal- oder *Periduralraum* (zwischen Dura und Periost) ist weniger ausgebildet als bei Reptilien.

Die Ligamente der Meninx secundaria sind das übliche Ligamentum ventrale und die beiden Ligamenta lateralia, von denen das letztere das Ligamentum denticulatum bildet.

In der Lumbalregion kommen außerdem fibröse Verdickungen zwischen dem Ligamentum ventrale und den beiderseitigen Ligamenta lateralia vor, welche, als *Ponticuli interligamentarii* zu bezeichnen sind. Sie liegen in den Furchen, welche die Eminentiae ventralis der Vorderhörner (s. o.) scheiden (Streeter).

Das Rückenmark der Säuger.

Im Gegensatze zu den Vögeln und Reptilien füllt das *Rückenmark der Säuger* fast nie den Vertebralkanal ganz aus. Es ist meistens viel kürzer, sodaß der kaudale Abschnitt des Vertebralkanals kein Rückenmark, sondern nur eine *Cauda equina* und ein *Filum terminale* enthält, wie wir es (in noch auffallenderer Weise) bereits bei einigen Teleostiern (Lophius, Orthagoriscus) und beim Frosch vorfanden.

Diese Diskrepanz zwischen Rückenmark und Vertebralkanal ist hier

[1] Nur Sandmeyer erwähnt eine Rückenmarkspyramide bei der Taube, welche Sänger, Wallenberg u. A. verneinen.

nicht nur die Folge einer Verkümmerung der Schwanzregion des Rückenmarkes.

Es zeigt sich nämlich durch das ganze Mark eine Inkongruenz in dem Sinne, daß ein bestimmtes Marksegment beim Menschen immer etwas höher liegt als die entsprechenden Sklerotome, d. h. als die Wirbel, welche seine austretende Wurzel umfassen (Fig. 92).

Für die menschliche Anatomie und Pathologie ist die Kenntnis dieses Verhaltens von besonderem Interesse, weil man die Lage gewisser Rückenmarkssegmente an den Dornfortsätzen der Wirbel abzuzählen pflegt.

Die Erklärung dieses Verhaltens ist hauptsächlich darin zu suchen, daß die Wirbelsäule sich noch verlängert, wenn das Mark bereits seine definitive Länge erreicht hat. Da namentlich der kaudale Abschnitt der Wirbelsäule (in Verbindung mit der Ausbildung des Beckengürtels) im Laufe der Entwicklung eine bedeutende Vergrößerung erfährt, läßt dieser Einfluß sich auch namentlich dort bemerken. Nebenstehende Figur zeigt, daß die Inkongruenz zwischen Marksegment und Sklerotom in kaudaler Richtung zunimmt beim Menschen.

Aus Fig. 92 geht hervor, daß das untere Ende des eigentlichen (funktionierenden) Rückenmarkes, welches man seiner kegelförmigen Gestalt wegen als *Conus terminalis* bezeichnet, sich beim Menschen etwa in der Mitte des zweiten Lendenwirbel befindet, und somit der Kanal, welcher von den drei untern Lendenwirbeln und der ganzen Sakralsäule gebildet wird, nur ein Filum terminale und Cauda equina enthält.

Beim Menschen, dessen Schwanz verkümmert ist, ist die coccygeale Region des Markes nachträglich „dedifferenziert" (Streeter). Auch bei Affen, Karnivoren und Ungulaten, ja sogar bei den Zetazeëen kommt es zu der Bildung eines Filum terminale und zu der obengenannten Inkongruenz, was neben dem (hier geringeren) Wachstumsunterschied zwischen Wirbeln und Mark damit zusammenhängt, daß die Schwanzmuskulatur bei diesen Tieren, wie groß sie auch sein möge, nicht einen metameren Charakter hat, wie bei den Reptilien, sondern nur durch Ausbildung der proximalen Schwanzmuskeln entsteht, während die hinteren Schwanzmyotome verloren gehen (Gegenbaur).

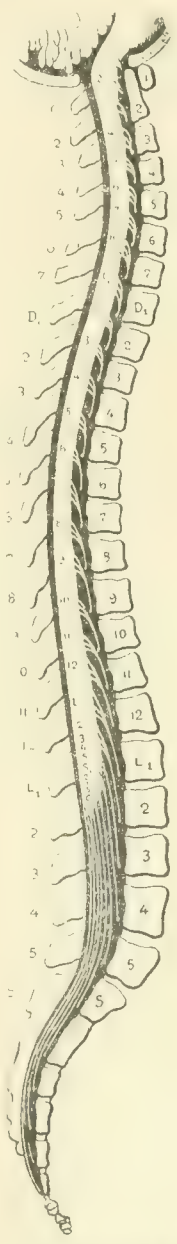


Fig. 92. Topographisches Verhalten des Rückenmarkes zur Wirbelsäule beim Menschen; n. Gowers.

Obschon beim Menschen die Inkongruenz zwischen Rückenmarkslänge und Vertebralkanal ansehnlicher ist als bei den Affen,

und der Conus terminalis bei den Karnivoren fast bis zum Ende der Lumbalwirbel, bei den Ungulaten sogar noch bis zur Mitte der Sakralgegend (VERMEULEN) reicht, gibt es bei den niederen Säugern auch Beispiele einer größeren Inkongruenz. So findet man (GEGENBAUR) bei Echidna das Ende des eigentlichen Rückenmarkes bereits in der Mitte des Vertebralkanals; der Rest des letztern enthält nur Filum und Cauda equina. Dem gegenüber weist der andere Repräsentant der Monotremen, Ornithorrhynchus, ein Verhalten auf, welches demjenigen bei den Reptilien ähnlich ist, indem sich dort das Rückenmark bis in den Sakralkanal hinein erstreckt.

Beide Tiere haben einen Schwanz von ungefähr ein Viertel der gesamten Körperlänge. Bei Ornithorrhynchus ist der Schwanz aber ein stark muskulöses, beim Schwimmen funktionierendes Gebilde, bei Echidna dagegen ein viel dünnerer, ungebrauchter Anhang.

Daß indessen nicht allein das Verhalten des Schwanzes hierauf influenziert, geht daraus hervor, daß man ähnliche Kontraste findet zwischen Tieren, welche beide fast schwanzlos sind, z. B. zwischen gewissen Rodentiern (Lepus) einerseits — wo das Rückenmark sich in den Sakralkanal erstreckt — und Chiropteren und Insektivoren (Erinaceus) andererseits, wo es relativ sehr kurz ist (GEGENBAUR). Obschon beim Kaninchen die Präponderanz der hinteren Extremitäten, bei den anderen Tieren die Präponderanz der vorderen Extremitäten hierauf einen Einfluß haben dürfte, spielen hierbei vielleicht noch andere Faktoren (Vaskularisation?) eine Rolle, die bis jetzt nicht genügend ermittelt sind und in jedem Falle für sich beurteilt werden müssen.

An dem Ende des Conus terminalis, direkt frontal vom Filum terminale, erfährt der Zentralkanal eine erhebliche Erweiterung, die als KRAUSE'scher Ventrikel [1]) bekannt ist. Diese Erweiterung des Kanals, welche von auffallend vielen oder groszen Gefäßen umgeben ist, findet dorsalwärts statt, was offenbar damit zusammenhängt, daß die Obliteration des dorsalen Abschnittes jenes Kanales hier ausgeblieben ist [2]). Sie weist, wie von VERMEULEN bei Ungulaten, von anderen Autoren seltener auch beim Menschen nachgewiesen wurde, manchmal einen dorsalen Durchbruch auf, der nach meiner Meinung nicht von der Anlage her offen bleibt, also keine Art Neuroporus ist, sondern vielmehr im Laufe des Lebens durch besondere Druckverhältnisse oder Zerrungen entstanden sein dürfte (vielleicht auch mal durch unvorsichtiges Auspräparieren vergrößert sein kann. STILLING).

Die Lage des Rückenmarkes im Vertebralkanal zeigt bei einigen Tieren auch noch andere Eigentümlichkeiten, die teilweise durch das größere Wachstum des Wirbelkanales im Verhältnis zum Marke zu erklären sind, wie z. B. die auffallende Weite des Kanals beim Dugong und Wal, wo

[1]) Der Ventrikel des Conus ist nicht dem Ventriculus terminalis von Amphioxus und der Zyklostomen (cf. fig. 73 und 75) zu homologisieren, weil letztgenannter am allerkaudalsten Abschnitt des Medullarrohres vorkommt, also das Ende des Rückenmarkes bildet.

[2]) Auch im anderen Hinsichten, z. B. in den Hüllen, weist das hintere Ende des Markes primitivere Zustände auf.

(im Halsmark) das Lumen desselben den Umfang des Rückenmarkes um das zwölffache übertreffen kann (DEXLER und EGER).

Interessant ist auch die von HOCHSTETTER und DE BURLET bei Choloepus und Bradypus beschriebene exzentrische Lage des Markes in dem dort ebenfalls sehr weiten Kanal, wo es von einer großen Vene seitwärts gedrängt wird (Fig. 93) [1]).

Eine metamere Gliederung der *Rückenmarksubstanz* wurde bis jetzt nur einmal (von BOLK) beobachtet bei einem menschlichen Embryo der vierten Woche, wo der dorsal von dem Sulcus limitans gelegene sensible Abschnitt segmentale Verdickungen aufwies an der dem Zentralkanal zugewandten Seite, welche mit den Wurzeleintrittstellen korrespondierten und von intersegmentalen, taschenartigen Erweiterungen des Zentralkanals getrennt wurden. Ob es sich dabei um einen konstanten Befund handelt, ist noch abzuwarten.

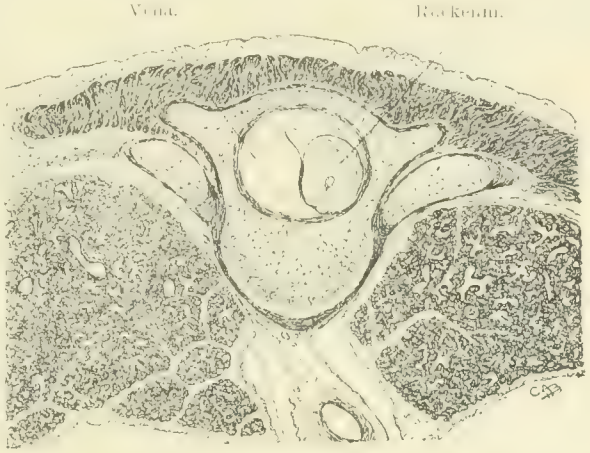


Fig. 93. Vertebralkanal mit Rückenmark und großer Vene bei Choloepus; n. DE BURLET.

Bei der weitern Ausbildung des Markes verdickt sich die primär sensible Flügelplatte über ihre ganze Länge. Die intersegmentalen Taschen verschwinden, der obere Abschnitt des Zentralkanals obliteriert und auch der Sulcus limitans verschwindet. Das ausgewachsene Rückenmark zeigt äußerlich nur die üblichen Anschwellungen in der Hals- und Lendenregion, welche von der Entwicklung der Extremitäten in diesen Gegenden bedingt sind.

In Übereinstimmung damit ist die Tatsache, daß die Lendenanschwellung bei denjenigen Tieren fehlt, welche der hintern Extremitäten ermangeln, wie Halicore dugong (DEXLER).

Nach GULDBERG [2]) soll dies auch beim *Bartenwal* der Fall sein. Andererseits kann ich die Angaben von CUNNINGHAM und HATSCHEK bestätigen, daß wir bei Phocaena und beim Delphin eine schwache Intumescentia lumbo-sacralis mit entsprechender Vermehrung der grauen Sub-

[1]) Man hat gemeint, daß die eigentümliche hangende Haltung dieser Tiere zu der Entwicklung jener Vene Anlaß gegeben hat, welche Auffassung nicht mehr zutrifft, seitdem wir wissen (DE BURLET), daß sie auch bei Zetazeen vorkommt (beim Bartenwal).

[2]) Nach GULDBERG kommt die Lumbalanschwellung wohl bei den Embryonen der Bartenwale vor — entsprechend der Abstammung von Vierfüßern — soll aber beim ausgewachsenen Tier ausgeglichen sein.

stanz finden. Offenbar hängt die Anwesenheit dieser Anschwellung bei den letztgenannten Tieren mit der bedeutenden Funktion ihres Schwanzes zusammen. Bekanntlich sind diese Tiere viel beweglicher als die Sirenen (Manatus und Halicore) und auch beweglicher als der Bartenwal. Ihr volkstümlicher Name „Tümmler" weist schon darauf hin. Sie verdanken diese große Beweglichkeit namentlich dem Schwanze.

Bei allen übrigen Ordnungen kommen beide Anschwellungen regelmäßig vor. Wenn die vom Lumbalplexus innervierten Teile besonders groß sind, wie beim Känguruh, mit seinen gering entwickelten vordern Extremitäten und starken Ausbildung der hintern Extremitäten und des Schwanzes, dann übertrifft die Lumbalanschwellung die zervikale Intumeszenz an Umfang (Popper).

Meistens ist aber die Zervikalanschwellung dicker als die Lendenanschwellung.

Ganz auffallend ist dies bei den Chiropteren, wo die vorderen Extremitäten (Flügel) eine die Größe des Körpers bedeutend übertreffende Oberfläche haben und die hinteren Extremitäten sehr klein sind.

Aber auch bei anderen Tieren, sogar beim Menschen, ist die Zervikalanschwellung die größere. Dies hängt damit zusammen, daß die aufsteigenden Bahnen des Rückenmarkes oralwärts durch Akkumulation umfangreicher werden und die absteigenden Bahnen ebenfalls oral mächtiger sind und kaudal sich auflösen.

Der mehrere Umfang der Halsanschwellung gegenüber der Lendenanschwellung bei den Primaten ist somit besonders der weißen Substanz zuzuschreiben (vergl. Fig. 94: L V und C VII und 95: L V und C VII).

Die Fissura mediana anterior schneidet bei den Säugern, infolge der vermehrten Entwicklung der weißen Vorderstränge, tiefer ein als bei den meisten Nichtsäugern. Der Sulcus dorso-lateralis, welcher der Eintrittslinie der Hinterwurzeln entspricht, ist ebenfalls deutlicher als bei niedern Tieren [1]), was dem Umstande zu verdanken ist, daß die dem Kopf des Hinterhornes angrenzenden weißen Stränge hier ebenfalls mehr entwickelt sind.

Im allgemeinen ist das Verhältnis der weißen zur grauen Substanz bei den Säugern zu Gunsten der weißen Substanz gestiegen.

Zahlreich sind die Messungen, welche das Verhältnis der gesamten weißen Substanz — oder Abschnitte davon — zur grauen Substanz, als Ziel hatten. Ich muß hierbei aber bemerken, daß bei solchen Messungen an erster Stelle die Größe des Tieres den Durchschlag gibt, da — wie von Hovy für das Rückenmark bewiesen wurde — bei größern Tieren derselben Ordnung die weiße Substanz sehr viel mehr zunimmt als die graue [2]), was mit der von E. de Vries gefundenen Formel zusammenhängt,

[1]) Diese Furche fehlt sogar bei vielen niederen Tieren.

[2]) Es ist selbstverständlich, daß diese Tatsache auch bei Messungen in Betracht gezogen werden muß, welche das Verhältnis einzelner Abschnitte der weißen Substanz

daß die weiße Substanz bei größern Tieren im Querschnittsbilde in der dritten Potenz zunimmt, wenn die graue sich mit einer Quadratziffer vermehrt (siehe auch Kap. X).

Das numerische Verhalten der *Wurzelfasern* ist bei den Säugern (wie auch bei den meisten niedern Tieren) gewöhnlich zugunsten der sensiblen Wurzelfasern, obschon diese Differenz infolge der größern Dicke der motorischen Wurzelfasern in dem Umfang meistens nicht sichtbar ist.

Indessen gibt es Ausnahmen. So sind bei Zetazeen die Vorderwurzeln umfangreicher als die Hinterwurzeln, was von CUNNINGHAM und HATSCHEK mit Recht der geringen Entwicklung der Hautsensibilität dieser Tiere zugeschrieben wurde, da das Haarkleid — sonst ein reichlich mit sensiblen Endigungen versehener Organismus — ihnen fehlt.

Der Unterschied zugunsten der Vorderwurzeln ist dort so groß, daß in der Cauda equina die sensiblen Wurzeln etwa nur die Hälfte der Dicke der motorischen aufweisen (CUNNINGHAM) [1]).

In den *Vorderwurzeln* kann man zweierlei Fasern unterscheiden, grobe und dünne.

Die *groben Fasern*, welche vor ihrem Austritt ein Kollateral abgeben können, welches in die graue Substanz zurückzieht, bilden die somatomotorische Wurzel.

Die *Wurzelzellen* dieser Fasern liegen nur im Vorderhorn [2]) derselben Seite und zeigen bei den meisten Säugern eine viel deutlichere Gruppierung als bei niedern Tieren.

Man beobachtet in den Anschwellungen eine erhebliche Zunahme der seitlichen Zellgruppen, welche den Extremitäten entsprechen. Dies ist namentlich auffallend im Zervikalmark beim Menschen (Fig. 95), wo die Fingerzentren, sogar im Vergleich zu den anthropoïden Affen (Fig. 94), sehr stark entwickelt sind.

Durch Verfolgung der motorischen Nerven von den Muskeln bis zu ihrem Eintritte in das Rückenmark (wie dies von BOLK getan wurde) ist die radikuläre Anordnung der einzelnen Muskeln in der Längsachse des Rückenmarkes bestimmt, unter der Annahme (die wohl berechtigt scheint, obwohl sie nicht überall bewiesen ist), daß innerhalb des Rückenmarkes keine so erhebliche sekundäre Verlagerung der Kerne in der Längsrichtung stattfindet, daß dabei eine sekundäre Wanderung von einem Segmente in das andere erfolgt.

zur grauen Substanz zum Ziele haben, namentlich bei der Betrachtung der Hinterstränge, welche ja mit der Vermehrung der empfindlichen Masse und Oberfläche des Körpers zunehmen. Ich werde darauf bei der Behandlung dieser Systeme zurückkommen.

[1]) Ähnliches fand ich auch in der Cauda equina von Lophius, wie aus Fig 68 hervorgeht.

[2]) Abspaltungen des Vorderhornes (als GASKELL'sche Kerne) sind bei Säugern nur von DRÄSECKE bei Chiropteren im Lumbal- und Thorakalmark beobachtet. Ihre Identität ist jedoch noch nicht sicher.

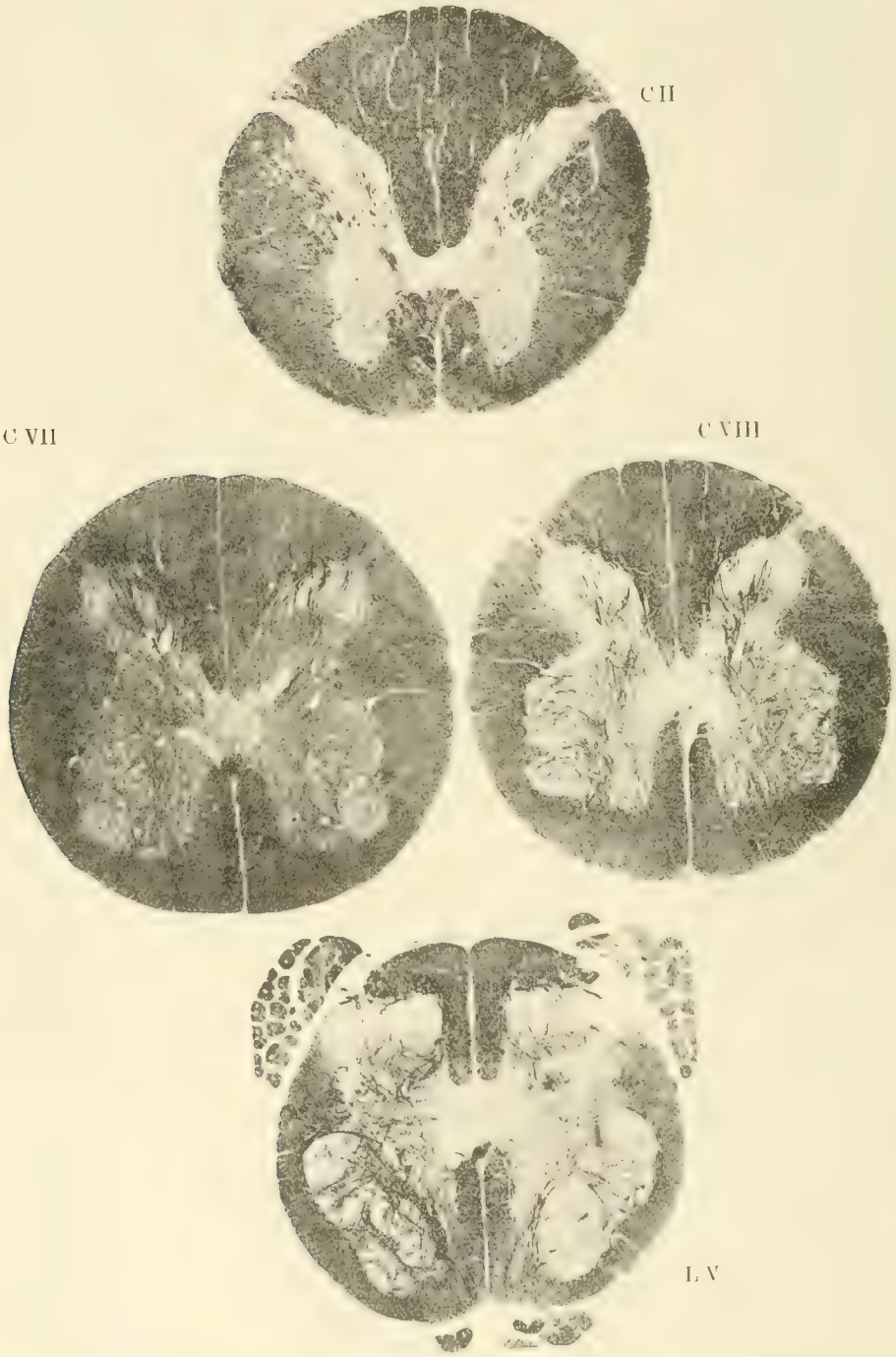


Fig. 94. Querschnitte durch das 2te, 7te und 8te Zervikalsegment und durch das fünfte Lumbalsegment des Orang Utan. Material von Dr. ELDERS. Man beachte die geringe Entwicklung des (lateralen) Fingerzentrums in C 7 und C 8 im Vergleich zum Menschen (Fig. 95).

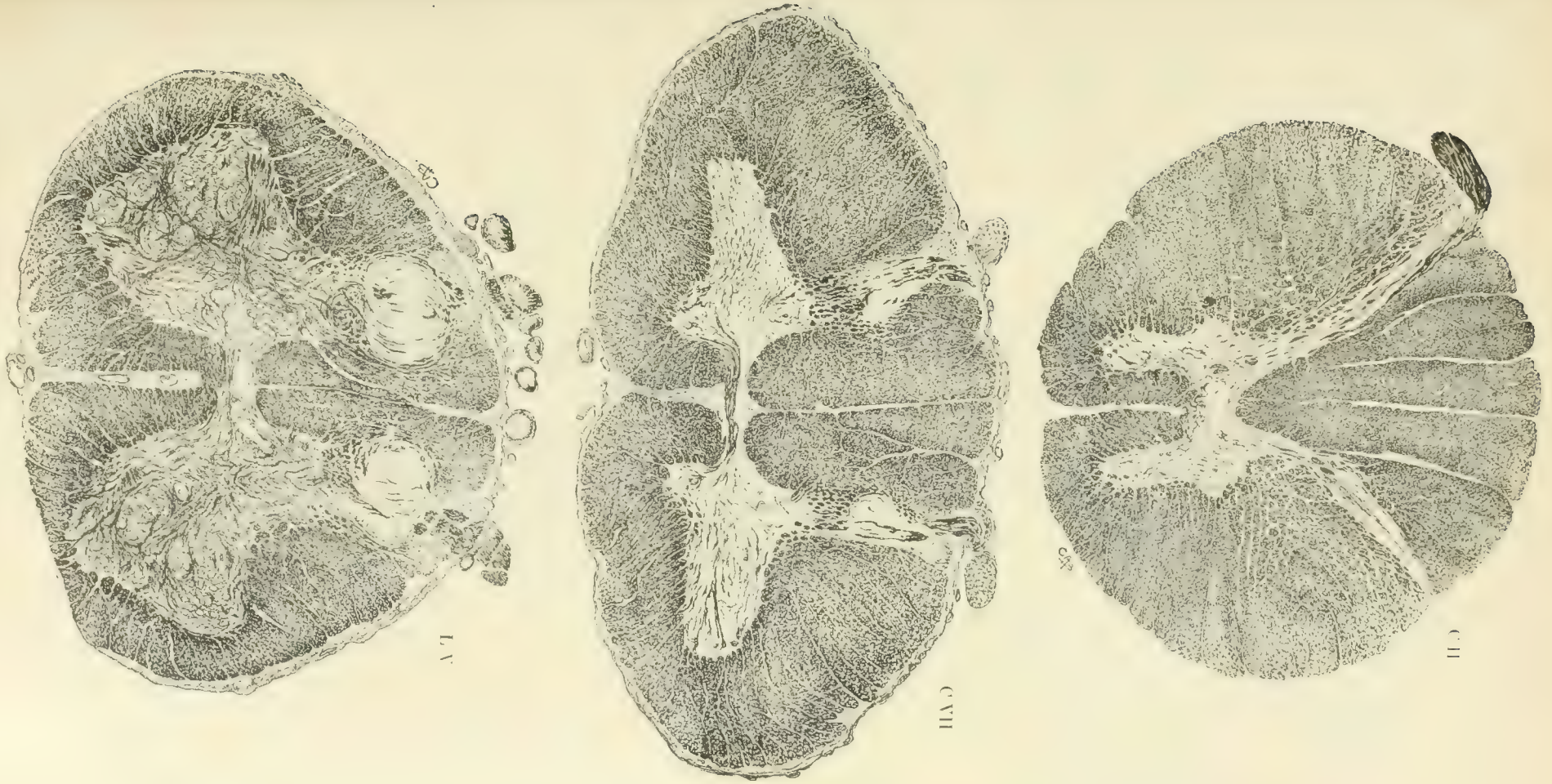


Fig. 95. Querschnitte durch C 2, C 7 und L 5 des Menschen. Man beachte den Unterschied in der lateralen Ausdehnung der Vorderhörner in C 7 (Fingerzentren) beim Menschen im Vergleich zum Orang-Utan. (Fig. 94.)

Radikuläre Topographie der menschlichen Rückenmarks-Muskulatur; nach Bolk.

Rectus capitis anticus et lateralis	C 1.
Rectus cap. post. minor	C 1.
Rectus cap. post. maior	C 2.
Obliquus capitis sup	C 1.
Obliquus capitis inf.	C 2.
Longus colli	C 1. 2. 3. 4. 5.
Scalenus anticus	C 3. 4. 5.
Scalenus medius	C 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8.
Scalenus posticus	C 5. 6. 7. 8.
Thyreo-hyoideus	C 1. 2.
Sterno-hyoideus	C 1. 2. 3.
Omo-hyoïdeus	C 1. 2. 3.
Sterno-thyreoideus	C 1. 2. 3.
Trapezius [1]	C 2. 3. Accessorius [1]
Sterno-cleido-mastoideus [1]	C 2. 3. Accessorius [1]
Levator scapulae	C 3. 4.
Rhomboïdes	C 5. 6.
Serratus anticus	C 5. 6. 7.
Supraspinatus	C 4. 5.
Infraspinatus	C 5. 6.
Teres minor	C 5. 6.
Teres maior	C 6. 7.
Latissimus dorsi	C 6. 7. 8.
Subscapularis	C 5. 6.
Subclavius	C 5.
Pectoralis maior	C 5. 6. 7. 8.
Pectoralis minor	C 7. 8.
Deltoides	C 5. 6.
Coraco-brachialis	C 6. 7.
Biceps brachii	C 5. 6.
Brachialis	C 5. 6.
Anconaeus longus	C 6. 7. 8.
Anconaeus internus	C 7. 8.
Anconaeus externus	C 6. 7.
Anconaeus quartus	C 7. 8.
Pronator teres	C 6.
Pronator quadratus	C 6. 7. 8. Th. 1.
Flexor carpi radialis	C 6. 7.
Palmaris longus	C 7. 8. Th. 1.
Flexor carpi ulnaris	C 8. Th. 1.
Flexor pollicis longus	C 6. 7.
Flexor digitorum sublimus	C 7. 8. Th. 1.
Flexor digitorum profundus	C 7. 8. Th. 1.
Palmaris brevis	C 8.
Abductor pollicis brevis	C 6. 7.
Opponens pollicis	C 6. 7.
Flexor pollicis brevis	C 6. 7.
Adductor pollicis	C 7. 8. Th. 1.
Flexor brevis dig. V et Opponens dig. V	C 8.
Adductor dig. V	C 8. Th. 1.
Lumbricales	C 7. 8. Th. 1.
Interossei	C 8 Th. 1.
Brachio-radialis	C 5. 6.
Ext. carpi rad. longus	C 6. 7.
Ext. carpi rad. brevis	C 6. 7.
Supinator	C 5. 6. 7.
Abductor pollicis longus	C 6. 7.
Extensor pollicis longus	C 7. 8.
Extensor dig. comm.	C 7. 8.
Extensor pollicis brevis	C 6. 7.
Extensor indicis proprius	C 7. 8.
Extensor dig. V et ext. carpi ulnaris	C 7. 8.
Serratus posticus sup.	Th. 1. 2. 3. 4. 5.
Serratus posticus inf.	Th. 9. 10. 11. 12.
Intercostales	Th. 1. bis 11.
Diaphragma	C 4. 5.
Transversus thoracis	Th. 3. 4. 5. 9.
Quadratus lumborum	L 1. 2.
Obliquus abdominis ext.	Th. 7. 8. 9. 10. 11. 12. L 1.
Obliquus abdominis int.	Th. 8. 9. 10. 11. 12. L 1.
Transversus abdominis	Th. 8. 9. 10. 11. 12. L 1.
Rectus abdominis	Th. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12.
Pyramidalis	Th. 12.
Cremaster	L 1.
Psoas	L 2. 3.
Iliacus	L 3. 4.
Glutaeus maximus	L 5. S 1. 2.
Glutaeus medius	L 4. 5. S 1.
Glutaeus minimus	L 4. 5. S 1.
Tensor fasciae latae	L 4. 5.
Piriformis	S 1. 2
Obturator internus + Gemellus sup.	L 4. 5. S 1. 2.
Quadratus femoris + Gemellus inf.	L 4. 5. S 1.
Sartorius	L 2. 3.
Vastus externus	L 3. 4.
Vastus medius	L 3. 4.
Vastus internus	L 2. 3.
Rectus femoris	L 3. 4.
Pectineus	L 2. 3.
Adductor longus	L 2. 3.
Adductor brevis	L 2. 3.
Adductor magnus	L 3. 4.
Obturator externus	L 3. 4.
Gracilis	L 3. 4.
Semimembranosus	L 4. 5.
Semitendinosus	L 4. 5. S 1.
Biceps fem. caput longum	S 1. 2. 3.
Biceps fem. caput breve	L 5. S 1.
Gastrocnemius	S 1. 2.
Soleus	L 5. S 1. 2.
Plantaris	L 4. 5. S 1.
Flexor digit. long.	L 5. S 1.
Flexor hallucis long.	L 5. S 1. 2.
Tibialis posticus	L 5. S 1.
Popliteus	L 4. 5. S 1.
Tibialis anticus	L 4. 5. S 1.
Extensor hallucis long.	L 4. 5. S 1.
Exsensor digit. long.	L 4. 5. S 1.
Peronaeus longus	L 5. S 1.
Peronaeus brevis	L 5. S 1.
Extensor digit. brevis + extensor hallucis brevis	L 4. 5. S 1.
Abductor hallucis	L 5. S 1.
Flexor hallucis brevis	L 5. S 1. 2.
Adductor hallucis	S 1. 2.
Flexor digit. brevis	L 5. S 1.
Flexor brevis dig. V	S 1. 2.
Opponens dig. V	
Abductor dig. V	S 1. 2.
Interossei	S 1. 2.
Lumbricales I und II	L 5. S 1.
Lumbricales III und IV	S 1. 2.
Levator ani	S 4. 5.
Sphincter ani	S 4. 5.
Bulbo-cavernosus sive Constrictor cunni	S 3. 4.
Ischio-cavernosus	S 3. 4.

[1] Der M. trapezius und der Sternocleido-mastoideus werden in erster Stelle vom Accessorius, einem ursprünglichen Branchialnerven innerviert (vergl. Kap. V). Dessen Kern dehnt sich (beim Menschen) von C 1 bis zum 5ten oder 6ten Cerv.-segment aus. Nur aus C 2. 3. fügen daran Vorderwurzelästchen zu.

Die longitudinale Lokalisation, die sich dabei ergibt, ist in der nebenstehenden Tabelle wiedergegeben, aus der auch hervorgeht, daß nur ganz wenige Muskeln des menschlichen Körpers monosegmentär sind.

Außerdem scheint eine erhebliche Überdeckung motorischer Innervationsareale vorzukommen, indem sogar die einzelnen Muskelbündel vieler Muskeln eine plurisegmentale Innervation aufweisen, was namentlich bei solchen Muskeln der Fall ist, an die große Ansprüche gestellt werden, z. B. die Zehenbeuger der Karnivoren (AGDUHR). Die Art und Weise, wie die Muskelgruppen sich auf dem Querniveau der grauen Substanz anordnen, ist eine solche, daß der das ganze Rückenmark in wechselnder Größe [1]) durchziehende Kern der dorsalen Stammesmuskulatur, gerade wie bei den Vögeln, die ventromediale Gruppe der motorischen Wurzelzellen bildet.

Fig. 96. Hypertrophie der ventromedialen (Schwanz-) Kerngruppe in dem elften Lumbo-sakralsegment von Phocaena communis: n. HEPBURN und WATERSTON.

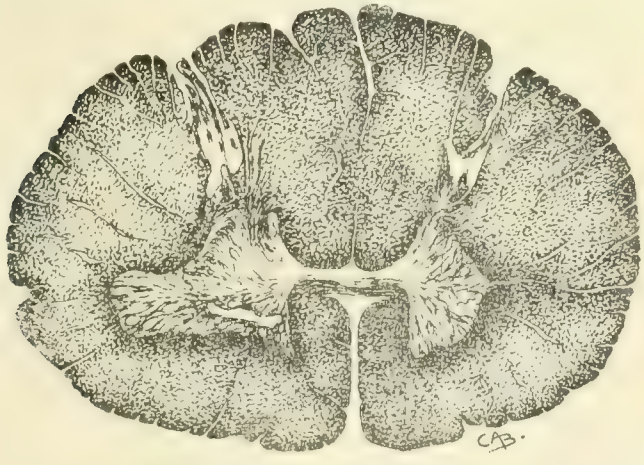


Fig. 97. Querschnitt des Rückenmarkes in der Halsanschwellung eines Mannes, dem der (dem rechten Abschnitt der Zeichnung) entsprechende Arm fehlte: n. ELDERS.

Bei Phocaena erreicht diese Gruppe in der Schwanzregion des Markes eine außerordentliche Größe (HEPBURN und WATERSTON, Fig. 96).

[1]) Er ist beim Menschen im letzten Zervikal- und Lumbalsegment und im ersten Sakralsegment sehr klein, entsprechend der geringen Entwicklung des dorsalen motorischen Astes in diesen Segmenten.

Die Bedeutung der ventromedialen Gruppe (Fig. 97, rechts) für die Stammesmuskulatur, wird auch dadurch erwiesen, daß sie bei allen Amputationen welche nicht diese Muskulatur berühren, intakt bleibt (Fig. 97, rechts).

Die Muskeln des Schulter- und Beckengürtels und der Extremitäten sind, wie bereits unterhalb der Säuger der Fall ist, mehr lateral im Vorderhorn lokalisiert, wie auch aus der hier beigegebenen Figur 97 des Zervikalmarkes in einem Fall von Amputation des Armes hervorgeht.

Die feinere Lokalisation der Extremitätenmuskeln ist so, daß die distalsten Muskeln, diejenigen der *Hände* und *Füße*, die dorsalste Stelle in dem lateralen Abschnitt des Vorderhornes einnehmen (Fig. 98).

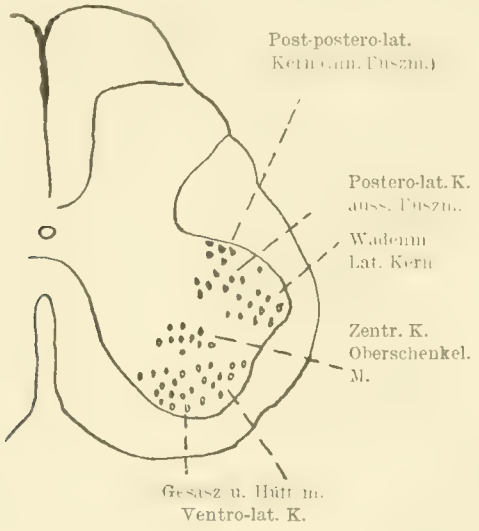


Fig. 98. Querschnitt des menschlichen Rückenmarkes auf der Grenze des ersten und zweiten Sakralsegmentes; n. BRUCE. Vergl. hierzu die Tabelle von BOLK.

Diese Muskeln sind Derivate des *ventralsten* Teiles des periviszeralen Myotomabschnittes (stelopodialer Abschnitt BOLK's), welcher Abschnitt also im Rückenmarke *dorsal* von den übrigen Myotomabschnitten lokalisiert ist

So liegt der Kern des Pectoralis major (ein ventrales Myotomderivat) dorso-lateral von dem Kern des Latissimus dorsi und der Kern der Arm- und Finger-Muskulatur wieder dorsolateral von dem erstgenannten (siehe Fig. 118).

Denselben Regeln entspricht die Lokalisation der Muskeln im Sakralmark. (Fig. 98), wo die Fußmuskeln am meisten dorsal liegen.

Die Gründe dieser Anordnung der Kerne in den Vorderhörnern, welche

namentlich durch die Untersuchungen von Sano, Waldeyer, Bruce, Kaiser, Onufrowicz u. A. ermittelt wurde und die ungefähr genau umgekehrt ist wie diejenige der entsprechenden Myotomabschnitte (indem der dorsale (perichordale) Myotomabschnitt ventro-medial von den Derivaten des ventralen oder stelopodialen Myotom-Abschnittes lokalisiert ist), sind bis jetzt nicht bekannt.

Zwecks Erklärung dieser Verhältnisse muß man zunächst fragen, ob es sich hierbei um *primäre* topographische Unterschiede (welche in der Anlage bedingt sind) handelt, oder ob wir hier mit sekundären Anordnungen durch neurobiotaktische oder andere Einflüsse zu tun haben, die für die distalsten Extremitätenmuskeln eine dorsalere Lage hervorrufen als für die mehr proximalen, und die Rumpfmuskelkerne in ventro-mediale Lage zwingen.

Angesichts der neurobiotaktischen Zellverlagerungen, wie wir ihnen be der Behandlung der motorischen Oblongatakerne begegnen werden (siehe Kap. V), kann es kaum bezweifelt werden, daß die Reize auch im Rückenmark nicht ohne Einfluß auf die Lage der Zellgruppen sein können. So dürfte die Lage der Rumpf- und Schwanzmuskeln, welche zu der Statik des Körpers in engster Beziehung stehen, mit der großen Bedeutung des zentralen Längsbündels als Koordinationsareal statischer und equilibratorischer Reize im Zusammenhang stehen, während die dorso-laterale Lage der Hand- und Fuß-Zentren vielleicht erklärt werden kann in Verbindung mit der Tatsache, daß das an sie angrenzende Gebiet auch die Seitenstrangpyramide und Tr. rubro-spinalis führt und sich auch dadurch als ein Zentrum höher organisierter Bewegungen kundgibt.

Daß es nicht die Pyramide selber ist, welche diese Lage bedingt, ist dadurch ziemlich sicher, daß eine ähnliche Lage der entsprechenden Zellen bereits bei den Vögeln vorkommt. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß sowohl die Beziehung der Pyramiden zu dieser Gegend, als auch die Lage der Zellen in diesem Areal von einem gleichen Tertium abhängig sind, welches bei der Regulierung feiner Bewegungen eine Rolle spielt. Für die Beurteilung davon wäre es notwendig, das genaue topographische Verhalten der Sensibilität der entsprechenden Teile im Rückenmarke zu kennen, doch sind wir soweit noch nicht. Vorläufig werden wir uns denn auch mit der Feststellung des erwähnten Tatsachenmateriales zu begnügen haben.

Die dünnen Fasern der Vorderwurzeln gehören wahrscheinlich dem sympathischen Nervensystem an, welches hier im Gegensatz zu den niedrigsten Wirbeltieren seine zentralen Verbindungen nur mittels der Vorderwurzeln empfängt [1]) (Gabri, Sherrington, v. Gehuchten).

[1]) Morat fand nach Durchschneidung der Hinterwurzeln, zwischen Spinalganglien und Rückenmark, doch trophische Störungen. Moglicherweise hängt dies mit sensiblen Störungen zusammen, denn allgemein nimmt man an, daß die in den sensiblen Hautnerven verläufenden sympathischen (z. B. pilo-motorischen) Fasern diesen Nerven aus den Grenzstrang-Ganglien zugefügt werden, also postganglionär sind. Nach Lugaro, gibt es bei den Säugern allerdings noch vereinzelte effektorische Sympathicusfasern in den dorsalen Wurzeln.

Die Ursprungszellen dieser Fasern, welche — was indessen nicht genügend bewiesen ist — teilweise auf der entgegengesetzten Seite des Rückenmarkes liegen (Bechterew) sollen, finden sich nach Onuf (Onufrowicz) und Collins hauptsächlich in der intermedio-lateralen Zone. Im Thorakalmark sind diese Zellgruppen besonders deutlich. Beim Menschen (Fig. 108) und namentlich bei den Affen (Fig. 99) findet man dort eine sich durch das ganze Dorsalmark erstreckende Vorwölbung zwischen Vorder- und Hinterhorn: den intermedio-lateralen Kern.

Im untern Lumbalmark und obern Sakralmark (Fig. 98) ist dieser *intermedio-laterale Kern* kaum entwickelt, während er auch im obern Halsmark nicht so hervorsteht.

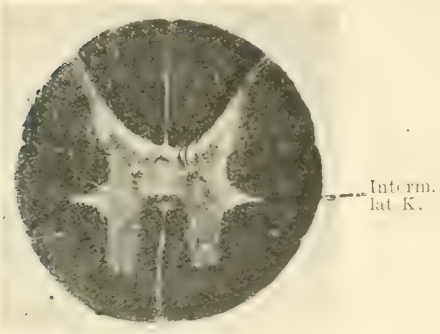


Fig. 99. Schnitt durch das Vierte Thorakalsegment von Simia Satyrus.

Im untern Sakralmark ist er wieder deutlicher.

Da ich den histologischen Bau der peripheren sympathischen Ganglien bereits in dem ersten Kapitel behandelte, will ich mich hier beschränken auf einige kurze Angaben über deren anatomische und topographische Beziehungen, wovon, nach den ausführlichen Untersuchungen von Langley, Müller u. a., in letzter Zeit namentlich Van den Broek eine sehr wertvolle Darstellung gegeben hat (Fig. 100).

Die *praeganglionären Fasern* der drei obersten Halssegmente strömen dem *Ganglion cervicale superior* (g. c. s.) zu. In diesem Ganglion entstehen die postganglionären Fasern für den M. tarsalis superior, M. orbitalis und den Dilatator pupillae, weiter für die Haare und Hautgefäße des Kopfes und des Halses, vielleicht auch spärliche Fasern für die Gland. submaxillaris und sublingualis.

Die praeganglionären Fasern des untern Halsmarkes und des Thorakal- und Lumbalmarkes begeben sich als *Rami communicantes albi* in dem *Grenzstrang*. Teils enden sie dort in den Ganglien des Grenzstranges, der in dem *Gangl. cervicale inferius* oder *Ganglion stellatum* (g. st. Fig. 100) ein besondere Anschwellung besitzt, woraus u. m. der *N. accelerans cordis* zum Vorschein kommt. Diese Anschwellung steht in Verbindung mit dem Ganglion cervicale superius mittels eines Stranges, der sich als *Ansa Vieussenii* (a. V.) um die Arteria subclavia (subcl.) zieht und eine kleine Anschwellung besitzt (*Ganglion cervicale medius*: g. c. m.).

Teils durchziehen die Rami communicantes den Grenzstrang bloß, um in mehr peripher liegenden Ganglien der Eingeweide (Fig. 100, Pl. abd.) zu enden.

Für die erstgenannten Fasern fangen die sekundären peripheren Neuronen, die postganglionären Neuronen in den Grenzstrangganglien an. Diese ziehen meistens als Rami communicantes grisei in die Dorsalwurzelfasern nach der Haut, wo Haare, Hautdrüsen (Schweissdrüsen) und Blutgefäße von ihnen innerviert werden und zwar in segmentaler Weise (Langley, v. Rijnberk). Nach de Boer findet auch eine tonische Innervation der quergestreiften Körpermuskeln (Boeke'sche *Endplatte*) in den thorakalen Grenzstrangganglien ihren Ursprung (akzessorische Fasern).

Die Abteilung des autonomen Systems, welche dem Thorakalmark entstammt und u. m. die Haare, Gefäße und Drüsen der Körperhaut innerviert, wird auch als sympathisches Systems S. str. bezeichnet. Es zeichnet sich dadurch aus, daß seine postganglionären Fasern die ganze Oberfläche des Rumpfes und der Extremitäten erreichen. Der übrige Abschnitt des autonomen Systemes, derjenige des Zervikal- und des Lumbo-sakralmarkes versieht nur bestimmte Abschnitte des Körpers und wird als *parasympathisches System* bezeichnet (LANGLEY).

Auch in ihrem Verhalten zu Toxinen zeigen diese beide Abschnitte eine gewisse Unabhängigkeit von einander.

In dem unteren Abschnitt des Grenzstranges, teilweise auch in mehr peripheren, sog. praevertebralen Ganglien der Bauchhöhle entstehen die postganglionären Fasern des Plexus abdominalis der verschiedene Organen der Bauchhöhle (Leber, Milz, Darm, Genit. interna), innerviert und auch teilweise mit dem MEISSNER'schen und AUERBACH'schen Plexus in Verbindung tritt.

Die praeganglionären Fasern des Sakralmarkes (das I^{ste} Sakralsegment gibt nur ganz wenige ab) begeben sich zu einem aparten Plexus, dem Plexus hypogastricus. (Pl. hypog.). Dort finden postganglionäre

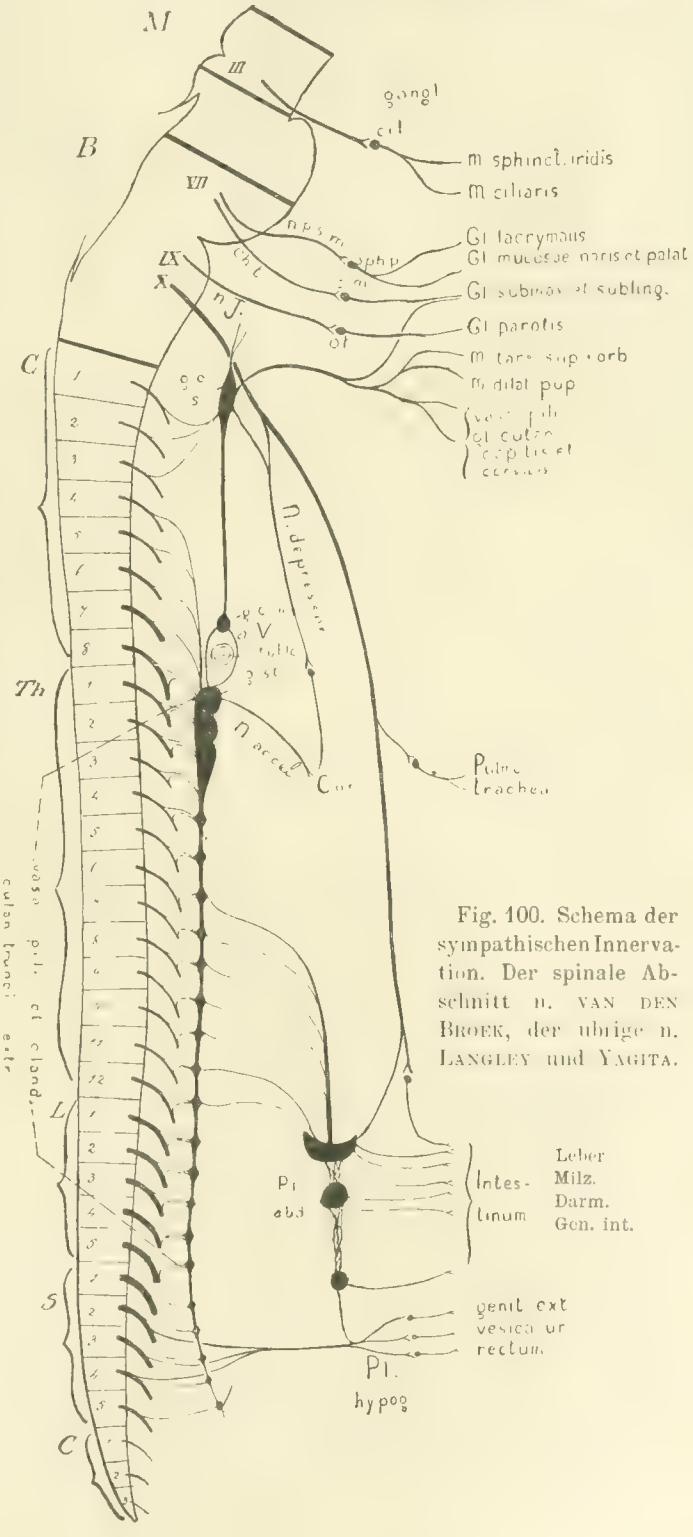


Fig. 100. Schema der sympathischen Innervation. Der spinale Abschnitt n. VAN DEN BROEK, der übrige n. LANGLEY und YAGITA.

Fasern zu den äußern Genitalien, der Harnblase und dem Rectum ihren Ursprung.

Das sympathische System der Eingeweide wird, demjenigen der Haut und der Gefäße gegenüber, auch wohl als vegetatives System bezeichnet.

Die *sensiblen Fasern des Sympathicus* sind viel weniger zahlreich als die eferenten praeganglionären Fasern und treten durch die Spinalganglien in das Rückenmark mit den somatosensiblen Fasern vereint.

Nach Dogiel sollen in den Spinalganglien auch Neuriten von sensiblen Sympathicuszellen enden, und müssen wir annehmen, daß ein Teil der in dem Spinalganglion eintretenden Sympathicusfasern nicht das Rückenmark erreicht, aber um somatische Wurzelzellen aufsplittert und in dieser Weise Korrelationen des sympathischen Nervensystems mit Hautarealen (Head) zustande bringt, was indessen meistens stattfinden möchte durch Kollateralen von sensiblen Sympathicus-fasern, deren Hauptaxon in das Rückenmark zieht.

Es liegen in dem Spinalganglion der Säuger verschieden gebaute Zellen vor, wobei der Bau der eigentlichen sensiblen Spinalganglien sich nicht wesentlich unterscheidet von demjenigen bei den Vögeln, sodaß ich nicht in eine nähere Beschreibung denselben treten werde. (Man vergleiche hierzu namentlich die Arbeiten van Dogiel und Levi).

Eigentümlich ist, daß die Spinalganglien der Lumbosakralregion nicht selten eine Zweispaltung aufweisen (Nicholls und Streeter).

Die *Hautareale*, welche von den peripheren Ausläufern der Hinterwurzeln innerviert werden, sind auch bei den Säugern auf verschiedenen Wegen untersucht. Erstens durch anatomisches Präparieren, wie es beim Menschen von Bolk geschah, der jede sensible Wurzel bis in ihre Hautverästelungen entfaserte.

Die Hautareale aller Spinalnerven, mit Ausnahme des 1sten Zervikalnerven, der keine sensible Wurzel führt [1]), sind in dieser Weise bestimmt.

Aus Fig 101 A geht hervor, daß die Segmente in Bezug auf die Processi spinosi der Wirbel, zwischen welchen ihr Wurzelaustritt stattfindet, sich ventralwärts verlagern.

Liegen also bereits die Wirbel ventraler als die entsprechenden Rückenmarks-Segmente (siehe Fig. 92), so liegen die Hautsegmente wieder ventraler als die Wirbel.

Weiter hat sich ergeben, daß im allgemeinen (mit Ausnahme des 2ten Zervikalnerven) das von den Rami dorsales der Hinterwurzeln innervierte Gebiet viel kleiner ist als dasjenige der Rami ventrales.

Das gesamte dorsale Feld ist infolgedessen nur klein. Außerdem nehmen nicht alle Wurzeln daran Teil. So fehlen auf dem Rücken darin die Rami dorsales der beiden untersten Zervikal- und Lumbalnerven.

[1]) Daß der erste Zervikalnerv keine sensible Wurzel führt, ist eine analoge (nicht homologe) Reduktion als die, welche wir bei den Fischen in dem oberen Rückenmark fanden (vergl. hierzu Fig. 62).

Infolgedessen folgen auf dem Rücken die Dermatome einander nicht in kompletter Reihe und findet man hinten das 1ste Thorakaldermatom (9 in Fig. 101 A, links) sofort unter dem 6ten Zervikaldermatom, während in dem Lumbalgebiet, dem 3te Lumbalsegment (23) auf dem Rücken sofort das 1ste Sakralsegment folgt (26 in Fig. 101 A, links).

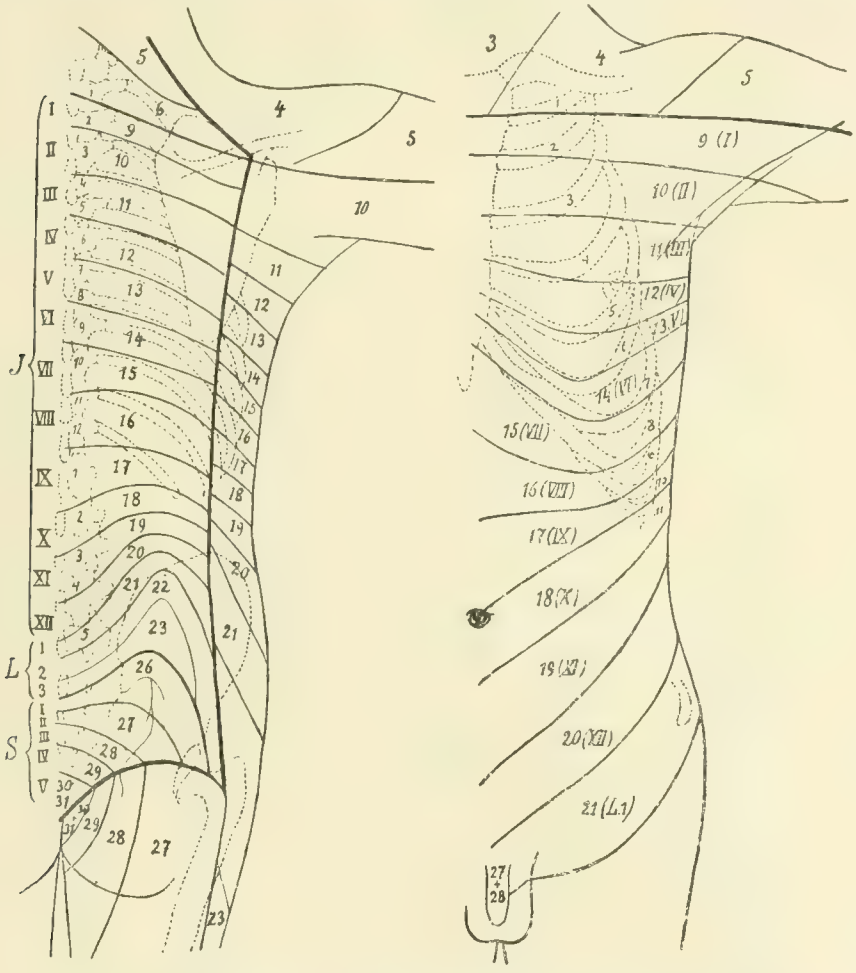


Fig. 101 A. Die menschlichen Rumpfdermatome nach Bolk.
Die Segmente sind mit arabischen Ziffern durchlaufend numeriert. Das 2te Segment — nicht anwesend in diesen Zeichnungen — findet sich auf dem Kopfe.

Die Grenze zwischen den dorsalen und ventralen Wurzelarealen, als *Dorso-lateral-linie* bezeichnet (siehe Fig. 101 A links), — fängt am Kopfe an und dehnt sich bis oberhalb des Os coccygis aus.

Eine weitere Betrachtung der dieser Linie angrenzenden Gebiete zeigt uns, daß die dorsalen und ventralen Äste derselben Wurzel nicht immer angrenzende Gebiete innervieren. Erstens findet eine gegenseitige Ver-

schiebung in dorso-ventraler Richtung darin statt (s. Fig. 101 A, links), zweitens liegen die dorsalen und ventralen Abschnitte des 6ten Zervikal-Nerven, sowie diejenige des ersten Thorakalnerven (9) weit auseinander (Fig. 101 und 102 A) und sind getrennt durch Hautgebiete anderer Wurzeln (Bolk).

Diese Erscheinung wiederholt sich in dem Sakralgebiet, wo das erste Sakraldermatom (Segment 26) teilweise auf dem Sakrum, aber auch teilweise davon getrennt auf dem Unterbein (Fig. 103 A) liegt (Bolk) [1].

Die beiden letzgenannten Erscheinungen sind offenbar eine Folge der Bildung der Extremitätsegmente in dem unteren Zervikal- und in dem Lumbo-sakralgebiet.

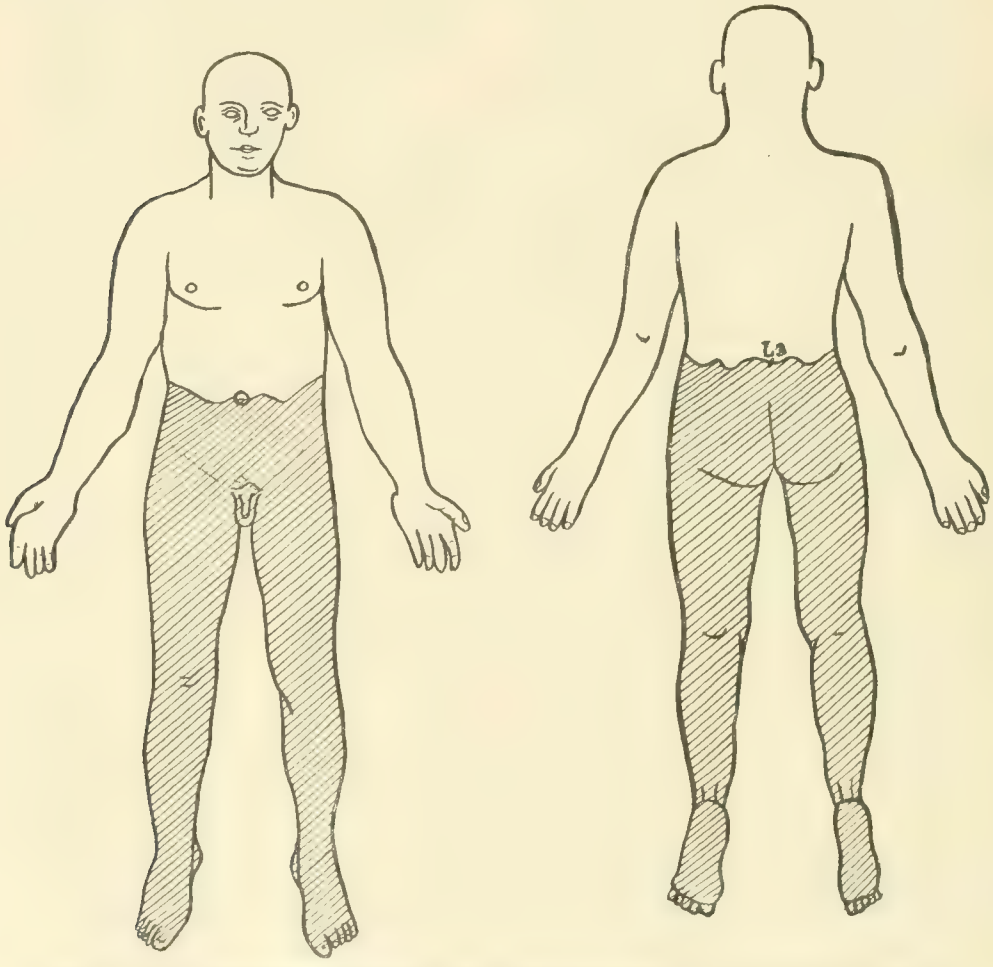


Fig. 101 B. Querlasion des menschlichen Rückenmarkes in Th 10 und 11 (Segm. 18 und 19) n. Brouwer. Schraffiert = anaesthetisch.

[1] Letzteres hat zur Folge, daß Affektionen einer einzigen Rückenmarkswurzel an zwei ganz verschiedenen Stellen Schmerz verursachen können.

Daß die Segmentierung auf dem Rumpfe, wie sie Bolk angegeben hat, auch klinisch sehr brauchbar ist, geht u. m. aus Fig. 101 B hervor.

Die Segmentbildung der *oberen Extremitäten* findet so statt, daß zuerst das 7te und 8te Zervikalsegment sich von dem Rumpfe entfernen (daher die dortige Lücke). Dann verlagern sich oder (und) dehnen sich aus das 6te Zervikalsegment (dem teilweise das 5te folgt) und das 1ste Thorakalsegment (9). In Übereinstimmung damit ist, daß das 7te und 8te Zervikalsegment später den vom Rumpfe am weitesten entfernten Abschnitt (die Hand) innervieren, und die anderen darauf nach dem Rumpfe hin folgen (Bolk: Fig. 102 A).

Fig. 102 A. Die Armdermatome n. Bolk.

Fig. 102 B. Läsion des Halsmarkes und im 1ste Thorakalsegment n. Brouwer. Schraffiert = anaesthetisch.

Bei den *unteren Extremitäten* findet ähnliches statt, nur wird der Prozeß dort kompliziert durch die *Torsion*, welche die unteren Extremitäten erfaren, welche Torsion gerade durch die Anordnung der Dermatome auf der unteren Extremität besonders deutlich zu Tage tritt (Bolk).

Welche Segmente dort an diesem Prozeß teilnehmen, ist aus den Figuren ohne weiteres erkenntlich (Fig. 103 A).

Die bereits bei den niedern Tieren erwähnte Überlagerung der Segmente findet auch bei den Säugern statt. Namentlich Sherrington, Lang-

LEY, WINKLER, VAN RIJNBERK und seine Mitarbeiter: DUSSER DE BARENNE, S. DE BOER und KLESSENS haben in diese Überlagerungen Klarheit gebracht.

Sie kann bei der Katze sogar zwei Drittel, beim Affen (Macacus) die Hälfte, beim Hund ein Drittel des angrenzenden Segmentes betragen.

Infolgedessen findet man in manchen Fällen nach Durchschneidung *einer* Hinterwurzel keine Sensibilitätsstörungen.

Um nachzuweisen, wie weit die sensiblen Fasern einer Wurzel sich ausdehnen, haben denn auch die genannten Untersucher mehrere an diese Wurzel grenzenden

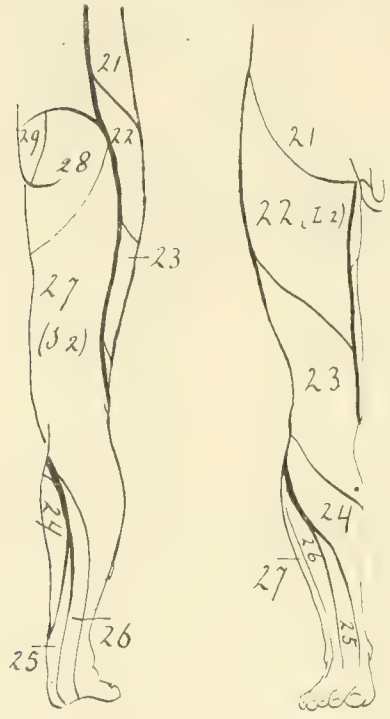


Fig. 103 A. Die Beinder matome n. BOLK.

Fig. 103 B. Lasion in L 4, 5 und im Sakralmark n. BROUWER.

Wurzeln durchschnitten (Isolier-Methode) und so den isolierten normal gebliebenen Bezirk bestimmt (vergl. Fig. 64 und Fig. 86 B).

Eine noch bessere Methode hat von S. DE BOER angewandt, der eine isolierte, austretende Hinterwurzel hyperalgetisch machte nach der Methode BARENNE's (durch Applizierung von Strychnin) und dann die dadurch entstehende hyperalgetische Hautzone bestimmte. Dies hat den Vorteil, daß die sonst wenig empfindliche Randzone des Segmentes (WINKLER, v. RIJNBERK) deutlich zum Vorschein tritt.

Selbstverständlich liegt auch beim Menschen eine Überdeckkung vor und sind die Grenzen, wie sie von BOLK angegeben wurden, nicht die äußersten Grenzen der Dermatome, obschon er die Nervenfasern mit der Lupe bis in die Haut verfolgt hat.

Inzwischen sprechen die pathologischen Erfahrungen beim Menschen dafür, daß die Überlagerung dort nicht so groß sein dürfte.

Nach den teilweise recht brauchbaren, teilweise auch weniger genauen Darstellungen von THORBURN, KAHLER, STARR u. a. hat namentlich BROUWER das klinische Verhalten der menschlichen Segmente eingehend untersucht.

Er hat die geringere Ueberdeckung erklärt, indem er darauf hinwies, daß bei der Vergrößerung oder Dehnung eines Körpers oder Körperteiles die Wurzelfelder aus einander gezogen werden, (s. auch v. TRIGT S. 162).

Namentlich eine Vergleichung der hinteren Extremitätsegmente bei Katzen, Affen und Menschen spricht zu Gunsten desselben, ebenso der Unterschied in dem Grade der Überlagerung von C_2 und C_3 bei Affe und Mensch (Fig. 104).

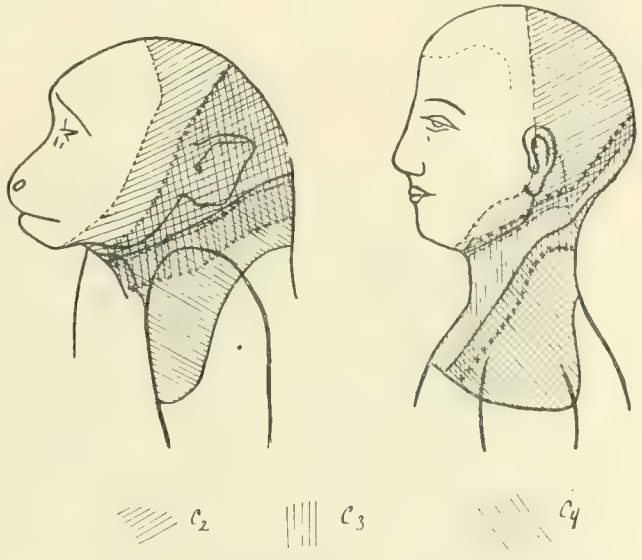


Fig. 104. Links Macacus (n. SHERRINGTON), rechts Mensch (n. BOLK). Einfluß der Reckung des Halses auf die Ueberlagerung der Segmente (BROUWER).

Ob dies indessen der einzige Grund ist und nicht auch die mehrere Reizung bestimmter Stellen auf die mehrere Ueberdeckung Einfluß hat, wie S. DE BOER vermutet, verdient jedenfalls Berücksichtigung, ebenso wie der von diesem Autor gemachte Befund, daß von den einzelnen Bündelchen (Radicula), welche eine Wurzel bilden, das vorderste Bündelchen den hinteren Abschnitt und das hintere Bündelchen den vordersten Abschnitt desselben frei läßt. Dies deckt sich mit der Tatsache, daß man in dem Dermatom eine besser innervierte *Kernzone* von einer etwas schwächeren *Randzone* unterscheidet (SHERRINGTON, WINKLER, v. RIJNBERK).

Wie sich die verschiedenen Empfindungen in den Dermatomen verhalten — die geringere Ausbreitung des Schmerzsinnes [1]) und die größere Ausbreitung des Berührungssinnes (HEAD) — dafür muß ich auf die Spezialabhandlungen verweisen.

Namentlich für die menschliche Pathologie liegt hier ein sehr wichtiges

[1]) Es scheint, daß im allgemeinen die feineren epikritischen (gnostischen) Sinne die größte Ausdehnung erreichen, die vitalen Sinne dürften mehr primitive Verhältnisse beibehalten. Auch die sympathischen Dermatomen überdecken einander nur wenig.

Ersteres läßt sich, in dem Sinne der DE BOER'schen Auffassungen, neurobiotaktisch sehr gut daraus erklären, daß die mehr empfindlichen Nerven auch einen stärkeren Wachstumstropismus aufweisen müssen. (Vergl. hierzu S. 127.)

Gebiet vor, mit Hinsicht auf die topische Diagnostik der Rückenmarkserkrankungen.

Bei ihrem Eintritt in das Rückenmark können in den Hinterwurzeln zwei Bündelchen unterschieden werden: ein *laterales*, feinfaseriges *Bündel*, welches sich in der Marginalschicht und in der Substantia gelatinosa verästelt, und ein größeres grobfaseriges *mediales Bündel*, welches die eigentlichen Hinterstränge bildet, von denen ein Teil Kollateralen, u. m. an die Vorderhornzellen, abgibt (v. LENHOSSEK, Fig. 110).

Es ist wohl sicher, daß wir diesen zwei Hinterwurzelbündeln verschiedene Funktionen zuschreiben müssen (vergl. S. 205 und 207).

Bevor ich darauf näher eingehe, werde ich erst etwas über den Bau der Hinterhörner selber bei den Säugern mitteilen müssen.

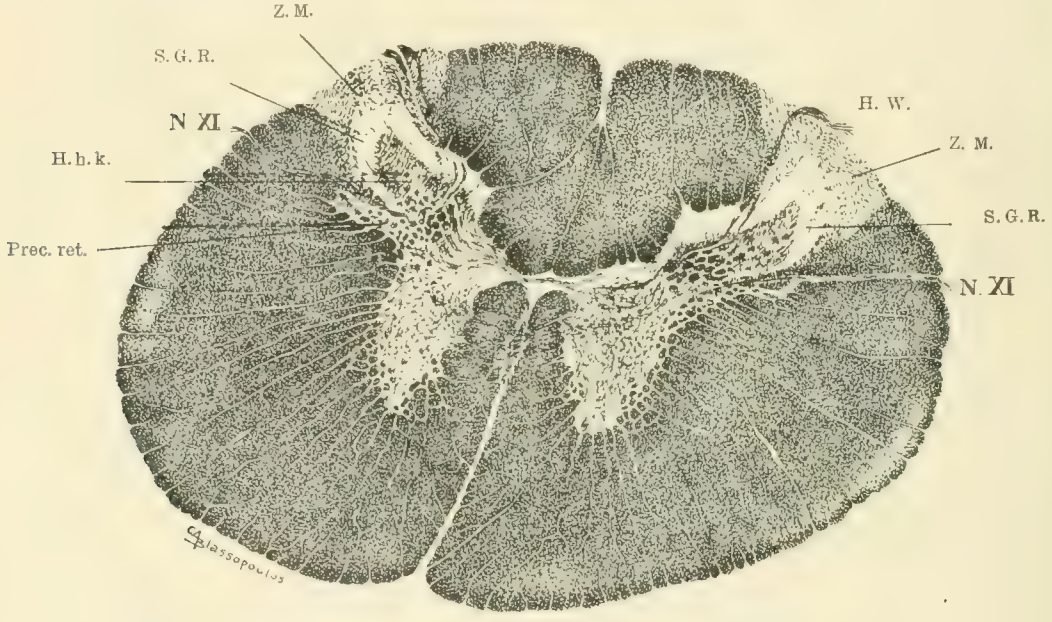


Fig. 105. Schnitt durch das zweite Zervikalsegment von Hippotragus niger. H. W. = Hinterwurzel. N. XI = N. accessorius. Z. M. = Zona marginalis. S. G. R. = Substantia gelatinosa Rolandi. H. h. K. = Hinterhornkörper. Proc. ret. = Processus reticularis.

In den Hinterhörnern der Säuger können wir drei Abschnitte unterscheiden (Fig. 105):

1. die Randzone oder *Zona marginalis*, welche auch bei den niedern Tieren vorkommt (*Z.* m.).
2. die *Substantia gelatinosa Rolando;* bei den Säugern viel mehr entwickelt als bei den Nichtsäugern (*S.* g. *R.*).
3. den *Körper des Hinterhornes*, der die Hauptmasse desselben bildet und auch bei allen niederen Wirbeltieren vorhanden ist, obschon in verschiedener Ausbildung (H. h. K.).

1. Die *Randzone* (von WALDEYER oder LISSAUER) bildet den hinter-

sten Abschnitt der sensiblen Hörner. In und medial von ihr treten die Hinterwurzelfasern ein (Wurzeleintrittzone Fig. 118). Siehe auch Fig. 105).

Die Zona marginalis selber zeigt auf WEIGERT-Präparaten meistens eine große Anzahl dünner Fasern (Fig. 105), worunter viele marklose.

Ihre graue Substanz besteht aus spärlichen großen Elementen, deren Dendriten eine Grenzschicht zwischen den Hinterhörnern und der angrenzenden weißen Substanz bilden und mit Kollateralen der Hinterwurzeln in Verbindung treten.

Die Axonen dieser Zellen biegen seitwärts in den hintersten Abschnitt des Seitenstranges ein, wo sie auf- und absteigende Fasern bilden (CAJAL).

Die Zellen benehmen sich also wie die *Strangzellen* der Hinterhörner, welche wir bei den niedern Tieren nur in dem Körper des Hinterhornes selbst eingebettet fanden, doch die hier teilweise nach der hintern Peripherie des Markes verschoben sind.

CAJAL meint, daß die anteroposteriore Verschiebung jener Zellen eine Folge von Raummangel sei, indem die Zahl der Strangzellen so sehr vermehrt sei, daß dieselben in dem ursprünglichen Areal des Hinterhornkörpers keinen Platz mehr fänden.

Es ist aber deutlich, daß dies nicht erklärt, weshalb die Zellen gerade nach *hinten* sich verschieben und weshalb nicht nach vorne oder lateral. Ich bin denn auch der Meinung, daß wir es hier mit einem Falle von *Neurobiotaxis*, einer Verlagerung in der Richtung des Reizes, der von den Hinterwurzeln kommt, zu tun haben, wie überhaupt die Bildung des Hinterhornes aus dem ursprünglich periependymalen Grau ein Wachstum in der Richtung der Hinterwurzeln aufweist.

2. Die zweite Schicht: die *Substantia gelatinosa Rolando* [1]) hat bei den Säugern (im Gegensatz zu der erstgenannten Schicht) im Vergleich zu den Nichtsäugern sehr zugenommen. Während sie bei den Vögeln und Reptilien hauptsächlich auf das oberste Zervikalmark (spinaler Trigeminuskern) beschränkt bleibt, tritt sie bei den Säugern in dem ganzen Rückenmark auf.

Ich glaube, daß wir nicht fehlgehen, wenn wir dies einer Vermehrung der Sensibilität der Haut, auch in Verbindung mit dem an sensiblen Endigungen reichen Haarkleid, zuschreiben.

Dafür spricht die Tatsache, daß sich unter den Säugern nur bei den Zetazeen eine eigentliche Substantia gelatinosa (HATSCHEK) nicht oder kaum differenziert, was bei der geringen Entwicklung der Hautsensibilität und dem fehlenden Haarkleid bei diesen Tieren nicht befremdend ist (s. oben).

Sonst bildet die Substantia gelatinosa Rolando überall durch ihr gelatinöses Aussehen einen auffallenden Abschnitt des Hinterhornes.

Meistens stellt sie eine kortexähnliche Kappe dar auf dem eigent-

[1]) Man muß diese Substanz unterscheiden von der Substantia gelatinosa centralis, welche namentlich im Sakralabschnitt sehr entwickelt sein kann, aber überwiegend glios ist. Sie enthält nur wenige kleine Nervenzellen, deren Axon meistens in die Comm. ant. zieht (CAJAL). Man vergleiche hierzu auch das Verhalten beim Frosch (Fig. 74).

lichen Körper des Hinterhornes, zwischen diesem und der Randzone (vergl. Fig. 105).

Bei einigen Säugern erreicht diese Rolando'sche Substanz eine ganz erhebliche Entwicklung, wie z. B. bei den Ungulaten (siehe Fig. 106). Namentlich ist dies der Fall im Sakralmark (z. B. von Gazella dorcas; Biach), wo sie sich sogar durch Windungsbildung vergrößert.

Im Dorsalmark des Hundes und bei Simia satyrus (Fig. 99) kann die Rolandoschicht der einen Seite mit derjenigen der andern Seite verschmelzen, sodaß die ganze Hinterfläche [1]) der grauen Substanz des Rückenmarkes dort mit einer rindenähnlichen Schicht bekleidet ist.

Wie wir in den folgenden Kapiteln wiederholt finden werden, sind solche rindenähnlichen Oberflächenausdehnungen grauer Substanz typisch für verschiedene hochorganisierte Kerne mit ausgesprochenen sensiblen

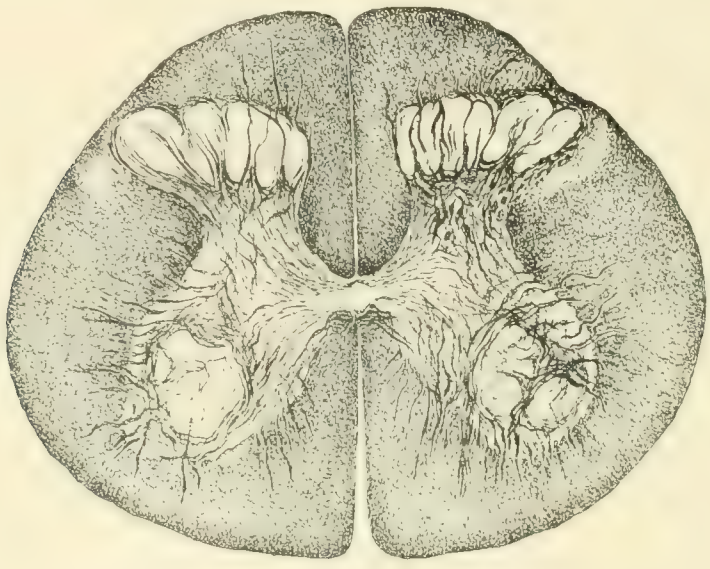


Fig. 106. Schnitt durch das Sakralmark von Gazella dorcas n. Biach. Zur Demonstration der starken Entwicklung und Windung der Substantia gelatinosa.

Funktionen [2]) und muß es uns also nicht wundern, dieselbe gerade auch hier anzutreffen.

Auch der Bau der Zellen dieser Region steht mit jener Oberflächentendenz der ganzen Schicht im Einklange.

Die gelatinöse Beschaffenheit dieser Schicht wird durch den Umstand

[1]) Auch diese Ausdehnung der Substantia gelatinosa Rolando hat nichts mit der Substantia gelatinosa centralis zu tun, welche man besser Substantia gliosa centralis nennt.

[2]) Vergleiche hierzu meine Arbeit: Ueber das Rindenproblem und die Tendenz innerer Hirnteile sich durch Oberflächenvermehrung statt durch Volumzunahme zu vergrößern. Folia Neurobiologica; Bnd. VII, 1914.

verursacht, daß die Dendriten ihrer — relativ kleinen — Zellen sich hauptsächlich in *einer* Ebene verästeln, welche Ebene der hintern Oberfläche des Rückenmarkes parallel liegt (Fig. 107). Auch in der Breite — d. h. von rechts nach links — dehnen sie sich flächenartig aus. Dendriten, welche bis in die Substanz des Hinterhornes hinein ziehen, kommen nur selten zur Beobachtung (CAJAL).

Die Dendritenausbreitung dieser Zellen stellt also eine Art Umkleidung des Hinterhornkörpers dar, und infolgedessen hat die ganze Rolando'sche Substanz das Aussehen einer umkleidenden, rindenähnlichen Schicht (s. o.). Der gelatinöse Aspekt der ganzen Substantia gelatinosa resultiert aus der Armut an Markfasern und der Reichtum der Dendriten, welche ein dichtes Protoplasmanetz bilden.

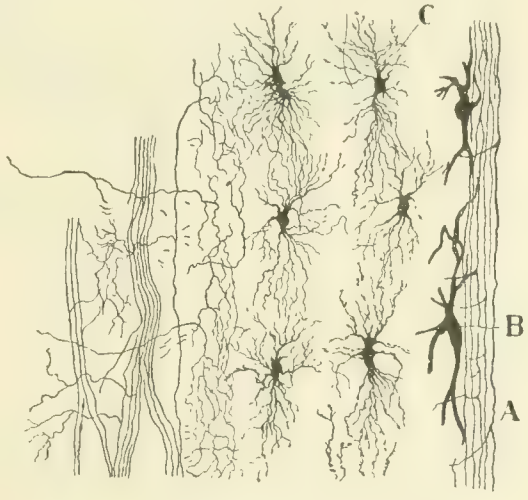


Fig. 107. Längsschnitt durch die Substantia gelatinosa n. CAJAL.
Man beachte die flächenartige Topographie der Zellen und Dendriten der gelatinösen Substanz (C). A = Hinterstränge; B = Strangzellen.

Die Axonen dieser Zellen sind nicht lang.

Sie begeben sich meistens in die hinteren Seitenstränge, teilweise auch in die Grundbündel der Hinterstränge, und senden Kollateralen in den angrenzenden Niveaus der gelatinösen Substanz [1]) (CAJAL).

Wir haben in der Substantia gelatinosa Rolando mit einer Anordnung zu tun, welche die Reize der feinfaserigen lateralen Hinterwurzelbündel aufnimmt und dieselben nur über relativ geringe Distanzen, höchstens zwei Segmente [2]), ausbreitet. Nach RANSON nimmt diese Substanz auch marklose Fasern der Hinterwurzeln auf, welche vitale (protopathische Reize) leiten und übermittelt sie (SANO) vaso- und pilomotorische Reflexe, welche die Schmerzempfindungen begleiten.

Wir müssen also annehmen, daß die Vermehrung dieser Substanz, wie sie bei den Säugern vorkommt, einer Vermehrung der vitalen Sensibilitätsfaktoren entspricht.

Die große Ausdehnung, welche die gelatinöse Substanz des Hinterhornes im oberen Zervikalmark in dem Bereiche des spinalen V-Kernes erreicht, spricht dafür, daß die spinale Trigeminuswurzel in der Art ihrer Sensibilitätsleitung dem lateralen,

[1]) Die Ausbreitung des Axons und dessen Kollateralen bleibt fast immer homolateral.

[2]) Es wäre möglich, daß die gleichseitigen Hyperreflexie einiger Segmente, welche BARENNE bei einseitiger Strychninapplizierung sah, auch hierdurch effektuiert wird.

feinfaserigen Wurzelbündel des Rückenmarkes verwandt ist und nicht den grobfaserigen medialen Wurzelbündeln, welche zu den Schleifenkernen ziehen. Diese Schlußfolgerung findet, wie wir später (Kap. III) sehen werden, ihre Bestätigung in der Tatsache, daß die V-Schleife, welche der medialen Schleife analog ist, dem frontalen, sensiblen V-Kern entstammt, während der spinale Trigeminuskern nur EDINGER'sche Fasern aussendet.

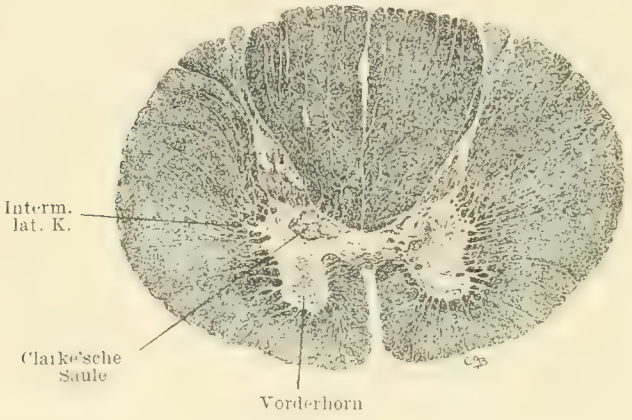


Fig. 108. Schnitt durch das 4te Thorakalsegment. Mensch.

3. Im *Körper* des *Hinterhornes* können wir verschiedene Teile unterscheiden:

Am meisten differenziert ist die *mediale Partie* desselben: die CLARKE'sche *Säule*, welche sich beim Menschen im Dorsalmark (Fig. 108) und obern Abschnitt (L I und L II) des Lumbalmarkes findet und im Zervikalmark vertreten werden dürfte von STILLING's *Zervikalkern*.

Die CLARKE'sche Säule fängt bereits im oberen Drittel des Dorsalmarkes (Fig. 108) an, hat aber ihre stärkste Entwicklung in der untern Hälfte desselben und weist zwei Zellarten auf, kleinere Tangentialzellen und große, oft pigmentierte Hauptzellen. Die großen, etwas rundlichen *Hauptzellen* fallen sofort auf. Bei gewöhnlichen Präparaten bekommt man den Eindruck, als hätten sie nur eine geringe Dendritenverästelung, was nur insofern zutrifft, als ihre Dendriten, die ziemlich zahlreich sind, sich hauptsächlich auf das Areal der Säule selbst beschränken (CAJAL).

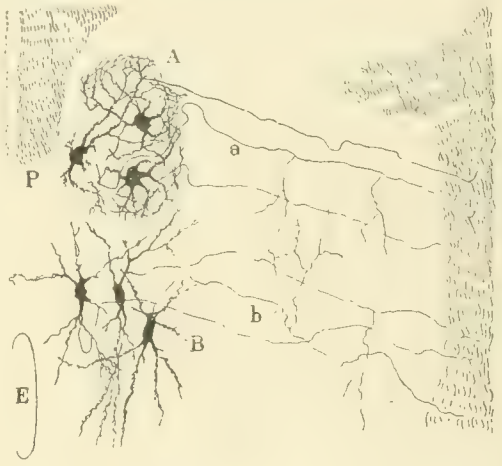


Fig. 109. Zellen in dem Körper des Hinterhornes n. CAJAL.
A = Clarke'sche Saule. B = medio-zentraler Kern. P = Hinterstrange. E = Zentralkanal.

Die Axonen dieser Zellen ziehen fast ausschließlich ungekreuzt [1]) in die dorsale spinozerebelläre Bahn, welche aber nur teilweise von ihnen aufgebaut wird. Wir werden bei der Besprechung dieser Faserung sehen, daß die spino-

[1]) Nach CAJAL, HORSLEY und MC. NALTY sollen auch einige Axonen dieses Kernes sich durch die Commissura anterior auf die kontrolaterale Seite begeben.

zerebellären Fasern anderer Ebenen des Markes (Zervikal- und Lumbalmark) aus weniger typischen Zellgruppen (JACOBSON, PIRIE) hervorgehen, wie es auch noch bei den Vögeln der Fall ist, wo noch keine eigentliche CLARKE'sche Säule vorkommt.

Im Halsmark kommen an ähnlicher Stelle, nur etwas weniger medial, auf der Grenze von Hinter- und Vorderhorn Zellen vor, welche nach experimentellen Erfahrungen diese vertreten. Ähnliches scheint im untern Lendenmark der Fall zu sein (JACOBSON, PIRIE).

Im untern Lumbalmark findet sich in dem medialen Grau des Hinterhornes außerdem eine Gruppe kleinerer Zellen, deren Axonen das sog. *kornukommissurale Bündel* darstellen, welches, in der Tiefe des Hinterstranges (ventr. Hinterstr. feld: Fig. 118) gegen die Commissura posterior liegend, namentlich sichtbar wird, wenn die Hinterstränge beim Menschen degeneriert sind.

Es handelt sich hierbei um absteigende sekundäre Hinterstrangneuronen, wie wir sie auch bereits bei niedern Tieren an derselben Stelle vorfanden (Fig. 66).

Die *Lateralabschnitt* des Hinterhornkörpers, dem sich im Zervikalmark der *Processus reticularis* (Fig. 105), im Thorakalmarkd der intermedio-laterale Kern (Fig. 108) anschließt, enthält multipolare Zellen, deren Dendriten sich nach den Hinterwurzeln bis in die ROLANDO'sche Substanz und bis zur Grenzschicht wenden, teilweise in der Commissura protoplasmatica posterior nach der andern Seite ziehen und sensible Eindrücke der kontrolateralen Wurzel übernehmen.

Während die Mehrzahl der Axonen dieser Zellen ein großes Kontingent von homolateralen Fasern an den Grundbündeln der Seitensträngen liefert, findet sich unter ihnen auch eine nicht geringe Zahl von solchen, welche sich durch die *Commissura anterior* nach der andern Seite in den Vorderseitenstrang begeben und teilweise kürzere, gekreuzte spinale Reflexfasern und spino-bulbare Fasern bilden, teilweise die gekreuzte spino-mesenzephale Bahn, die sekundäre Bahn der primitiven Gefühlsempfindungen, Schmerz, Temperatur und allgemeiner Berührungssinn, bilden, welche als EDINGER'sche Bahn bekannt ist [1]) (s. weiter unter).

Die *Verteilung* der *Hinterwurzelfasern* inbezug auf die graue Substanz der Hinterhörner, ist nun so, daß während das *laterale, dünnfaserige Wurzelbündel* sich in der *Zona marginalis* und besonders in der *Substantia gelatinosa* verästelt und somit mehr lokale Reflexe übermittelt — der Körper des Hinterhornes, sowie die CLARKE'sche Säule und der *Processus reticularis, Kollateralen* bekommen von *medialen grobfaserigen Hinterwurzelfasern*, in derselben Weise wie die Vorderhornzellen der gleichen und der andern Seite (siehe Fig. 110, direkte sensitivo-motorische Reflex-Kollateralen).

[1]) Überblickt man den Bau des Hinterhornes dann kann man sagen daß er durch seine drei Hauptschichten: die faserhaltige Zona marginalis, die rezeptive, kleinzellige Substantia gelatinosa und den Hinterhornkörper mit seinen großen eferenten Zellen, eine Organisation aufweist, wie wir sie prinzipiell in dem Bau des Neokortex zurückfinden werden (siehe Kapitel X, zweiten Teil) als Tangentialfaserschicht, rezeptive Zellschichten und eferente Schichten.

Die *Hauptaxonen* des medialen Hinterwurzelbündels dichotomisieren sich in langen aufsteigenden und absteigenden Äste. Die *absteigenden Äste* sind nicht die längsten und häufen sich infolgedessen nur wenig. Bündelchen, von ihnen gebildet, finden sich im untern Zervikalmark als SCHULTZE'sches *Kommabündel* (Fig. 118) zwischen dem GOLL'schen und BURDACH'schen Strang und als *ovales Feld* (FLECHSIG) nahe dem Septum. Letzteres ist im Sakralmark mehr ausgeprägt (Fasc. sacralis postero-medialis, OBERSTEINER) und führt nur absteigende Wurzelfasern (WINKLER, BATTEN und HOLMES).

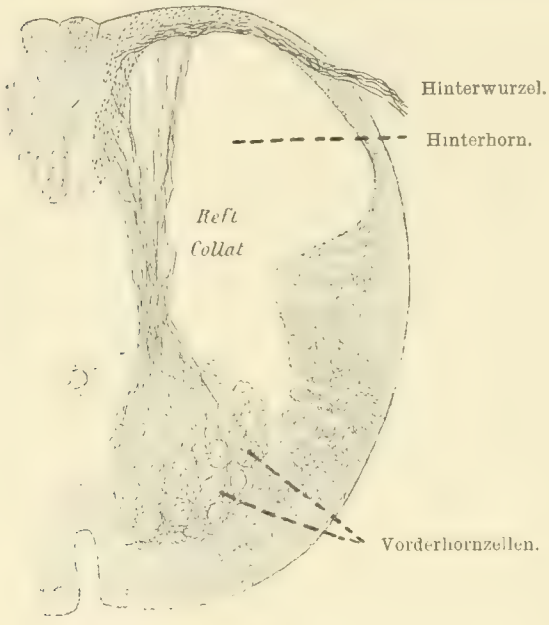


Fig. 110. Reflexkollateralen der Hinterstränge bei der Maus, n. VON LENHOSSEK.

Die längeren *aufsteigenden* Dichotomien häufen sich aber frontalwärts ganz mächtig in den Hintersträngen und es ist gerade die größere Entwicklung dieser Fortsätze, welche die *frontale Akkumulation* der Hinterstränge bedingt, welke für das Säugermark charakteristisch ist (BROUWER).

Vergleichen wir die Akkumulation von dem Lumbal- zu dem Zervikalmark bei den Reptilien mit der der höhern Säugern (Fig. 79 und 95) dann fällt sofort auf, daß die Zunahme der Hinterstränge im Zervikalmark bei den letzteren viel mächtiger ist

Es ist nicht die Relation der Hinterstränge auf die übrige weiße Substanz oder auf die graue Substanz an einer Stelle des Markes, welche das Wesentliche für die Beurteilung dieses Fortschrittes darstellt, sondern die Progression in diesem Verhältnis zu Gunsten der Hinterstränge, wenn man in frontaler Richtung weiterschreitet. Bei den Reptilien beträgt diese frontale Akkumulation zwischen Lumbal- und oberen Zervikalmark höchstens 5 %, beim Menschen ist sie sicher mehr als 100 %.

Man kann aber einen Eindruck von jener Anhäufung bekommen, wenn man den relativen Umfang der Hinterstränge im Zervikalmark bei verschiedenen Säugern bestimmt.

In Tabelle I, welche von mir zusammengestellt wurde, ist der relative Umfang der Hinterstränge im Zervikalmark auf der *grauen* Substanz in derselben Region angegeben. Tabelle II, welche von BROUWER zusammengestellt wurde, zeigt den Prozentsatz der Hinterstrangfasern zu der totalen *weißen* Substanz des Zervikalmarkes.

Aus beiden geht hervor, daß der Prozentsatz der Hinterstränge in zweierlei Weise steigt.

Liste B zeigt in beiden Tabellen, daß in denselben Ordnungen (Marsupialier, Karnivoren und Affen sind als Beispiele genommen) das größte Tier einen größeren Prozentsatz an Hintersträngen hat. Dieser Unterschied kommt besonders deutlich in der ersten Tabelle zum Ausdruck.

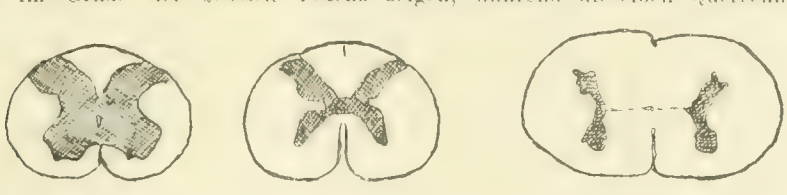
Man vergleiche Cebus mit Oedipomidas, Ursus malayanus mit Putorius, Macropus mit Didelphys, und schließlich als Beispiel eines ganz kleinen mit einem ganz großen, aber nicht verwandten, Tieres: Maus mit Elephant.

Tabelle I: Prozentsatz der Hinterstränge auf der grauen Substanz im Zervikalmark.

LISTE A		LISTE B	
NIEDERE UND HÖHERE TIERE.		KLEINERE UND GRÖßERE TIERE.	
Macropus	103 %	Mars. klein: Didelphys mars. . . .	41 %
		Mars. groß: Macropus rob.	103 %
Ursus malayanus . . .	106 %	Carn. klein: Putorius putorius . .	46 %
		Carn. groß: Ursus malayanus . .	106 %
Cebus fatuellus	112 %	Affen klein: Oedipomidas oedipus	50 %
		Affen groß: Cebus fatuellus . . .	112 %
Homo	185 %	klein: Mus musculus	22 %
		groß: Elephas indicus . . .	292 %

Diese relative Zunahme der Hinterstränge [1]). bei den größern Tieren ist leicht erklärlich in Hinsicht darauf, daß dieselben die Sensibilität des Körpers repräsentieren. Sie werden dadurch von der Körpergröße direkt beeinflußt.

[1]) Übrigens gilt diese Erscheinung nicht nur für die Hinterstränge, sondern auch für die übrige weiße Substanz (HOVY) was daher kommt, daß korrespondierende Rückenmarkniveaux verschiedener Tiere die Zunahme der *grauen* Substanz für das entsprechende Niveau im Grade der *zweiten* Potenz zeigen, während dieselben Querschnitte eine



Maus. Aguti. Elephant.

Zunahme der *weißen* Substanz (weil auch die auf- und absteigenden Fasern des oberhalb und unterhalb davon liegenden Rückenmarks dazu beitragen) im Grade der *dritten* Potenz aufweisen (E. DE VRIES). Man vergl. Maus, Aguti, Elephant.

Da die graue Substanz also viel weniger zunimmt (vergl. die Figur) ist die 1ste Tabelle am geeignetsten für die Liste B.

Tabelle II: Prozentsatz der Hinterstränge auf der gesamten Weißen Substanz im Zervikalmark (n. Brouwer).

LISTE A		LISTE B	
NIEDERE UND HÖHERE TIERE.		KLEINERE UND GRÖßERE TIERE.	
Didelphys mars . . .	16,64 %	Mars. klein: Didelphys mars. .	16,64 %
Lepus cuniculis . . .	21,06 %	Mars. groß: Macropus rob. . . .	21,82 %
Bos taurus	22,02 %	Carn. klein: Putorius putorius .	18,27 %
		Carn. groß: Ursus malayanus .	23,86 %
Ursus malayanus . .	23,86 %	Affen klein: Oedipomidas oed. .	19,74 %
		Affen groß: Cebus fatuellus . .	26,43 %
Cebus fatuellus . . .	26,43 %	Sorex vulgaris . . .	14,25 %
Homo.	38,91 %	Elephas indicus . .	32,25 %

Schwieriger ist die Deutung der Tatsache, welche ebenfalls aus beiden Tabellen hervorgeht (Liste A), aber namentlich aus Tabelle II: die Vermehrung der Hinterstränge, auch auf die übrige weiße Substanz, bei höher stehenden Tieren.

Weshalb erhalten wir eine so auffallende Vermehrung der Hinterstränge inbezug auf die andern Stränge des Markes bei der höhern Entwicklung des Tieres?

Diese Frage ist von Brouwer in eingehender Weise untersucht worden. Zum besseren Verständnis dessen müssen wir die klinischen Erfahrungen benutzen.

Durchschneidungen peripherer Nerven (Head und Sherren) beweisen daß die primitiven (vitalen) Empfindungen apart verlaufen von den feineren Reizen. Ranson machte es wahrscheinlich, daß die Fasern der vitalen Sinne in den Nerven die dünnsten sind (vergl. S. 200).

Die *oberflächliche Sensibilität,* diejenige der *Haut* benutzt also zwei Gruppen von Fasern; eine, welche korrespondiert mit den vitalen Sinnesempfindungen der niedern Tiere und eine zweite, welche mit feinern, gnostischen Empfindungsmöglichkeiten (Diskrimination) korrespondiert.

Daß diese Empfindungsqualitäten in den peripheren Nerven getrennt verlaufen, geht daraus hervor, daß (Head, Sherren und Rivers) wenn man einen Hautast durchschneidet, die zuerst (etwa nach $1^1/_2$ Monaten) zurückkehrende Sensibilität in diesem Gebiete eine andere ist als die später zurückkehrende, nämlich nur ein Schmerzsinn, der nicht genau lokalisiert wird. Bald darauf folgen grobe Kälte- (unter 26° C.) und Wärme- (über 37° C.) Empfindungen, welche ebenfalls nicht scharf lokalisiert werden, ebensowenig wie der erste Berührungssinn. Bedeutend später (nach einem Jahre) entsteht wieder eine Empfindlichkeit für feinere Berührungen, welche dann auch genauer lokalisiert werden, und werden Temperaturunterschiede zwischen 26° und 37° empfunden und lokalisiert. Schließlich werden auch Berührungen, welche auf kurze Distanz von einander die Haut treffen, als verschiedene Berührungen empfunden und genau lokalisiert: *Diskriminationssinn.*

Hieraus ergibt sich also, daß die Hautsinne, welche wir auch phylogenetisch als die primitivsten kennen gelernt haben, die *„vitalen" Sinne* (von HEAD als *„protopathische Sinne"* bezeichnet) sich zuerst regenerieren, während die feinern, von HEAD als *epikritische Sinne* [1]) von uns als *gnostische Sinne* bezeichnet, erst später zurückkommen, wie sie auch erst später in der Phylogenese entstanden sind. Es besteht also in dieser Hinsicht eine Analogie zwischen der phylogenetischen und der regenerativen Reihenfolge der Entwicklung der Hautempfindungen.

Die tiefen Empfindungen der *Muskeln, Sehnen und Gelenke* werden durch Nervenfasern geführt, die mit den motorischen Nerven zentralwärts ziehen und dann durch die Spinalganglien und ihre Fortsätze ins Rückenmark treten. Man bezeichnet diese Fasern als diejenigen der *tiefen Sensibilität.*

Die primitiven *vitalen* (protopathischen) und die neuerworbenen *gnostischen Hautsinne* haben auch einen getrennten Verlauf im Rückenmark. Die vitalen Sinnesfasern enden bald nach ihrem Eintritt im Rückenmark, wo ihre Reize durch *gekreuzte* Bogenfasern auf die andere Seite übertragen werden, und hier aufsteigen, während der gnostische Sinn in den *gleichseitigen* Hintersträngen aufsteigt.

Der *tiefe Sinn* schließt sich dort den Bahnen des gnostischen Hautsinnes an.

Bei einer Läsion, wobei genau die Hälfte des Halsmarkes durchschnitten ist (sog. BROWN-SEQUARD'schen Halbseitenläsion) zeigt sich denn auch, daß die Temperatur- und Schmerzreize der *der Läsion gegenüberliegende Körperhälfte* nicht bewußt werden (nicht aufsteigen können), während auf *der Seite der Läsion* die Muskel- und Gelenkempfindungen und die Diskrimination nicht zum Bewustsein aufsteigen.

Hieraus geht hervor, daß — wie gesagt — die vitalen Sinne nach ihrem Eintritt im Rückenmark selber kreuzen, während der tiefe Sinn und die feine Diskrimination der Haut im Rückenmark selber ungekreuzt aufsteigen. (PETRÈN, FABRITIUS, BROUWER).

Klinische Untersuchungen bestätigen, daß beim Menschen der primitive Temperatur- und Schmerzsinn und ein nicht scharf lokalisierter Berührungssinn in dem gekreuzten Vorderseitenstrang (in den EDINGER'schen Fasern) verlaufen, während der feinere *Diskriminitation und Muskel- und Gelenksinn* an den gleichseitigen Hintersträngen entlang zieht.

Die von PETRÈN u. A. auf klinischen Gründen basierte Annahme, daß der *Muskelsinn* teilweise in dem gleichseitigen Vorderseitenstrang verläuft, ist so aufzufassen, daß es sich dabei nicht um Reize handelt, die bewust werden, sondern um solche, die zum Zerebellum aufsteigen (Tr. spino-cerebellaris). In einem solchem gleichseitigen Ventro-lateralsystem verläuft auch die primitive Muskelsensibilität der niederen Tiere.

Dagegen dürfte — meines Erachtens — der Gelenksinn gänzlich in den Hin-

[1]) Protopathisch von protos (zuerst entstanden) und Pathos (Affekt); das heißt: was zuerst entsteht und von einem persönlichen Affekt begleitet ist. Epikritisch von epi = später dazu kommend und krinein = urteilen. Vergl. auch S. 35.

tersträngen bleiben, weil die hohe Organisation der Gelenke, ebenso wie die starke Entwicklung der Hinterstränge, neueren Datums sind und größtenteils von *Pacinischen* Körperchen (die man bei den niedersten Tieren kaum findet) perzipiert wird.

Der Tastsinn [1]) geht im Rückenmarck offenbar an *beiden Bahnen* entlang, sowohl via Hinterstränge als an den Bogenfasern des Rückenmarkes, denn, nach einer Läsion des Vorderseitenstranges geht immer ein Teil des Tastsinnes der gekreuzten Seite ununterbrochen durch, während bei einer Hinterstrang-Degeneration auch ein Teil des Tastsinnes der entsprechenden Seite zum Bewußtsein kommt.

Müssen wir also sowohl der gekreuzten vitalen Bahn als der ungekreuzten Hinterstrangbahn die Leitung des allgemeinen Tastsinnes zuschreiben, sodaß diese sich, was den Tastsinn betrifft, vertreten können, so hat sich doch gezeigt, daß der Tastsinn, welcher von den Hintersträngen geleitet wird, ein viel feinerer ist als derjenige, welcher an den gekreuzten Seitensträngen entlang geht.

Dieser feinere Sinn, *Diskriminationssinn* genannt, kommt nur den Hintersträngen zu.

Kombiniert man diesen *Diskriminationssinn* mit dem *Gelenk-* und bewußten *Muskelsinn* als inhärent an den Hintersträngen, dann sieht man daraus, daß die Hinterstränge uns zu einer feinere Beurteilung der Objekte befähigen, wozu sowohl die obengenannte Diskrimination als der den genauen Stand unserer Gliedmaßen übermittelnde Gelenksinn, beitragen.

Die Kombination dieser zwei Sinne bildet einen stereognostischen Sinn, der für die genaue Beurteilung der uns umgebenden Objekte eine sehr hohe Bedeutung hat und bei den Säugern eine große Progredienz aufweist.

Peripher geht diese Progedienz parallel mit einer Zunahme der komplizierten Gefühlskörperchen, *zentral* mit einer Zunahme der Hinterstränge.

Daß dieser Sinn, oder — wenn wir es anatomisch ausdrücken wollen — diese Hinterstrangfasern erst mit dem Landleben zur höhern Entwicklung kommen, kann uns nicht wundern angesichts der Tatsache, daß erst beim Leben auf dem Lande, beim Bewegen auf einem festen Boden mittels wirklicher Gliedmaßen, Gelenk- und Muskelsinn zu höherer Entwicklung kommen, während außerdem der Aufenthalt des Körpers außerhalb des Wassers — d. h. unter viel stärkerem Einfluß der Schwerkraft — und zwischen festen Objekten auch andere Ansprüche an die kinaesthetischen Empfindungen stellt (vergl. VAN VALKENBURG, 1917).

Wir sehen hieraus, daß diese ganze Lehre der zwei Sinnesbahnen im Rückenmark, welche aus klinischen Erfahrungen so meisterhaft von HEAD, PETRÈN, *und* FABRITIUS *aufgebaut wurde, sich (wie namentlich von* B. BROUWER *nachgewiesen ward) genau mit der phylogenetischen Entwicklung dieser Systeme deckt und die größere Entwicklung der Hinterstränge, besonders deren frontale Akkumulation bei den höhern Tiere (vergl. Fig. 94), speziell beim Menschen (Fig. 95) schön beleuchtet.*

[1]) Tastsinn ist hier als Berührungssinn gemeint.

Auch die progrediente Entwicklung der Hinterstrangkerne bei den Säugern wird hierdurch in ein klareres Licht gestellt [1]).

Von den zwei *Hinterstrangkernen*, dem BURDACH'schen (*Nucl. cuneatus*) und dem GOLL'schen Kern (*Nucleus gracilis*) reicht der letztgenannte am weitesten kaudal. Beide erstrecken sich frontal bis über den Calamus hinaus.

Der laterale, BURDACH'sche Kern empfängt (bei den Primaten) die aufsteigenden Hinterwurzelfasern des Zervikalmarks und des obern Drittels des Thorakalmarks. Der GOLL'sche Kern nimmt die aufsteigenden Hinterstrangfasern des übrigen Rückenmarkes auf.

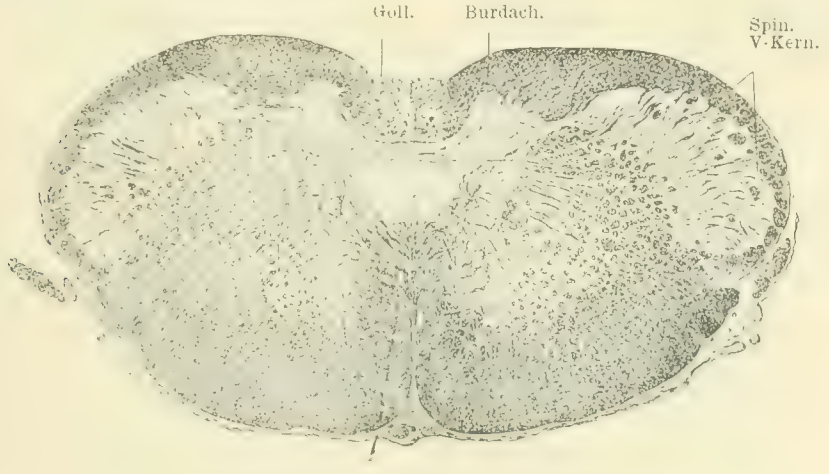


Fig. 111. Hinterstrangkerne und spinaler V-Kern bei Didelphys marsupialis.

Bei den Marsupialiern (Fig. 111) sind sie noch sehr klein. Der BURDACH'sche Kern weist dort eine etwas breitere Basis auf als der sehr schmale GOLL'sche Kern. Bei den übrigen Säugern liegen verscheidene Verhältnisse vor, je nach der Ordnung.

So ist bei den *Zetazeen* der GOLL'sche Kern sehr winzig, wie bei dem Fehlen hinterer Extremitäten und der geringen Entwicklung der Sensibilität bei diesen Tieren begreiflich ist. Der BURDACH'sche Kern, wenngleich auch nicht sehr groß, ist doch besser entwickelt, ensprechend dem Vorhandensein oberer Extremitäten. Er geht hier frontal und lateral sehr gleichmäßig in den mehr großzelligen MONAKOW'schen Kern über (*Nucleus cuneatus externus*), der deszendierende Vestibularisfasern aufnimmt. Beim Seehund fand ich beide Kerne besser entwickelt, und der BURDACH'sche Kern weist hier eine gewisse Lamellierung auf, wie man sie oft in sen-

[1]) Dieselben nehmen übrigens nicht alle Fasern der Hinterstränge auf. Ein Teil davon dürfte bis in den Nuclei Corp. restiformis vorwärts dringen (siehe S. 215).

siblen Zentren findet und die wir auch bereits in der Substantia gelatinosa, namentlich bei den Ungulaten, gesehen haben (vergl. Fig. 106).

Ähnlich ist das Verhalten bei den landlebenden Karnivoren.

Bei den Edentaten erreichen beide Kerne eine mächtige Entwickelung (besonders bei Myrmecophaga). Dabei fiel es mir auf, daß der GOLL'sche Kern hier auf frontalerem Niveau dorsal eine starke seitliche Ausdehnung erhält, welche an dem dorsalen Rande des Markes eine Kappe grauer Substanz bildet, die über den BURDACH'schen Kern hinausreicht und sich mit dessen peripherem Abschnitt oder mit dem Nucleus cuneatus externus (MONAKOW's Kern) verbinden kann. Von diesem lateralen Flügel des GOLL'schen Kernes ziehen Bogenfasern an der Außeneite nach unten.

Ähnliches findet sich bei einigen Affen, besonders beim Schimpansen, wo auch graue Verbindungsstücke zwischen dem GOLL'schen Kern und dem MONAKOW'schen Kern vorhanden sind.

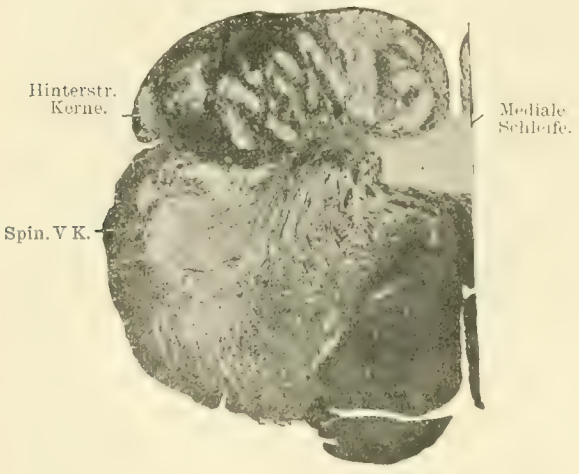


Fig. 112. Lamellierte Hinterstrangkerne von Cebus hypoleucus.

Bei den platyrrhinen Affen, sowohl bei den *Greifschwanzaffen* (Atelidae) wie bei den *Rollschwanzaffen* (Cebus, Fig. 112) findet man die mächtigste Entwicklung der GOLL'schen (und BURDACH'schen?) Kerne, welche hier auf manchen Ebenen schwer von einander zu trennen sind und eine ganz auffallende Lamellierung und Nesterbildung aufweisen.

Die besondere Entwicklung der GOLL'schen Kerne bei diesen Affen dürfte zusammenhängen mit der bedeutenden Funktion, welche der Schwanz bei ihrer arborealen Lebensart spielt.

Beim Menschen sind beide Kerne auch gut ausgebildet, aber der GOLL'sche Kern ist dort nicht so groß wie bei den Affen.

Er reicht bis in das erste Zervikalsegment, ist aber relativ schmal.

Auch hier weist der GOLL'sche Kern, nach meinen Erfahrungen bei ausgewachsene Material, in seinem dorsalsten Abschnitt oft einen seitlichen Ausläufer von grauer Substanz auf, aus dem ebenfalls periphere Bogenfasern hervorgehen. So ausgeprägt, wie bei einigen Affen und bei den Edentaten, ist dies aber nicht. Die Bedeutung jener Fasern ist nicht genügend ermittelt. Sie werden, weil sie auf ihrem weitern Verlaufe lateral am Trigeminus entlang ziehen, als Fibrae praetrigeminales (MINGAZZINI) bezeichnet und gesellen sich dem Fasermantel der Oliva inferior zu (ZIEHEN).

Teilweise enden sie vielleicht in der Olive. Auch bei den niedern Vertebraten (wo noch keine Hinterstrangkerne vorkommen) genann ich manchmal den Eindruck, daß äußere Bogenfasern aus dem obern Halsmark dort hinein ziehen.

Der BURDACH'sche Kern ist an der Basis breiter als der GOLL'sche, erstreckt sich aber nicht so weit kaudalwärts aus. Namentlich bei Tieren, welche ihre vorderen Extremitäten besonders benützen fand ZEEHANDELAAR diesen Kern stark entwickelt (Talpa, Myrmecophaga).

Es ist indessen interessant, daß, während die Fasermasse des GOLL-

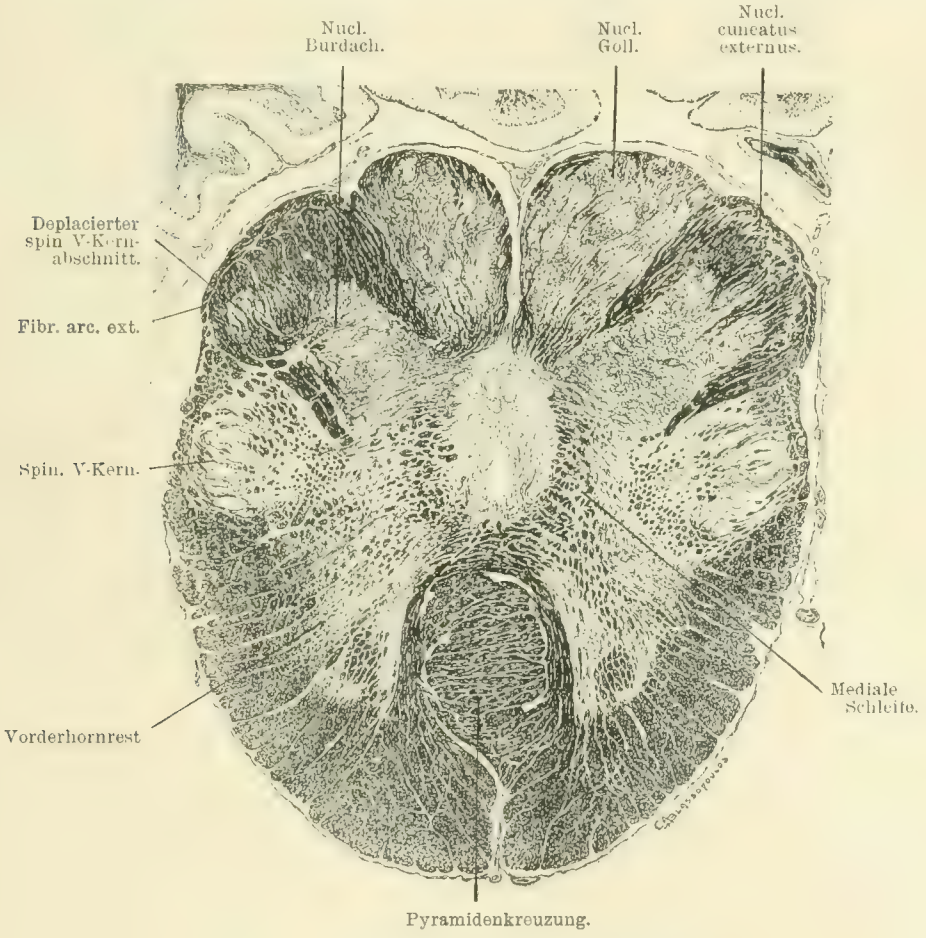


Fig. 113. Hinterstrangkerne des Menschen.

'schen Stranges sich allmählich in der grauen Substanz des GOLL'schen Kernes erschöpft, diejenige des Keilstranges, ohne gänzlich erschöpft zu werden in dem Nucleus cuneatus, sich bis in die Oblongata selber ausdehnt. Dies kommt teilweise daher, daß einige Fasern des Keilstranges weiter nach vorne in dem seitlichen Grau der Oblongata enden, teilweise ist es aber der Tatsache zuzuschreiben, daß in diesem Areal auch Fasern von

der Oblongata her herunter steigen, d. i. solche der absteigenden Vestibulariswurzel, welche enden in dem Nucleus cuneatus externus, dem Monakow'schen Kern, einem von Burdach'schen getrennten großelligen Kern.

In der Nähe des Burdach'schen Kernes können außerdem abgesprengte Stücke der Substantia gelatinosa trigemini in dem Keilstrang vorkommen, welche sich indessen durch die Kleinheit ihrer Zellen leicht von dem Nucl. cuneatus externus unterscheiden lassen (Karplus) und absteigende Trigeminusfasern aufnehmen.

Wie bei Reptilien und Vögeln (s. d.) findet man bei den Säugern, daß die Goll'schen Kerne in der Mittellinie verschmelzen können, oder daß dort eine aparte Anhäufung von Zellen vorkommt, welche als Bischoff'scher Kern bekannt ist.

Weil er die medialsten Fasern, also die kaudalsten aufnimmt, glaubt man diesen Kern mit der Sensibilität des Schwanzes in Verbindung bringen zu müssen. Sein Vorkommen bei der Ratte, der Spitzmaus, dem Känguruh, dem Tamandua und einigen Affen, in geringerem Grade auch bei den Zetazeen (tiefes Gefühl des Schwanzes; Zeehandelaar), spricht dafür.

Bei allen Tieren mit erheblich ausgebildetem Schwanz kommt er jedoch als *aparter* Kern nicht vor, worauf namentlich Ziehen aufmerksam gemacht hat, und die mächtige Entwicklung der Goll'schen Kerne bei den Greif- und Rollschwanzaffen, wo kein aparter Bischoff'scher Kern vorkommt, dürfte ebenfalls mit der Hypertrophie der kaudalsten sensiblen Region, namentlich auch des Schwanzes, zusammenhängen.

Welche Faktoren gerade die Ausbildung des Bisshoff'schen Kernes bedingen, ist nicht genügend ermittelt. Wie wir sahen, kommt er sehr oft bei den Vögeln vor (Fig. 88).

Die aus den *Hinterstrangkernen* entstehende *mediale Schleife* sammelt sich als *Fibrae arcuatae internae* in der Olivenzwischenschicht und endet hauptsächlich in den Nuclei ventrales und teilweise auch in dem Nucleus medialis Thalami, welche die feinern sensiblen Eindrücke dem Vorderhirnmantel übermitteln *(epikritische* oder *gnostische* Projektion der Sensibilität).

Einige dieser Fasern (gemischt mit solchen aus dem spinalen V-Kern?) enden auch teilweise in den Corpora mamillaria (Wallenberg: Tr. spino-hypothalamicus. Näheres siehe Kap. VIII).

Was die aus den *Hinterhörnern* des Rückenmarkes entstehenden Bahnen anbelangt (bezw. die Grundstränge siehe oben) sind hier — wie bei den niedern Tieren — die *spino-mesenzephale* oder *vitale* Projektionsbahnen und die *spino-zerebelläre* Projektion des Muskelsinnes zu erwähnen. Dieselben entstehen in fast allen Segmenten des Rückenmarkes.

Nach den Untersuchungen von Mann und Petrén verlaufen die *vitalen* Edinger'schen Fasern nach der Kreuzung erst eine Strecke weit im Vorderstrang nahe dem Grau [1]). Nachdem sie in dieser Lage 4 oder 5 Seg-

[1]) Dies dürfte auch den Schiff'schen Versuch erklären, daß der Schmerz noch durch

mente durchlaufen haben, ziehen sie mehr und mehr lateralwärts [1]) und kommen schließlich in die Vorderseitenstränge neben die spino-zerebelläre Bahn.

Die Mehrheit solcher Bogenfasern wird sich wohl über eine kürzere Strecke ausdehnen und im Rückenmark selber, teilweise in der Oblongata, ihr Ende finden.

Ein anderer Teil derselben — das GOWERS'sche Kleinhirnbündel medial begleitend — erreicht das Mittelhirn und den Meta-thalamus und endet namentlich in dem Corpus posticum, dem Ganglion geniculatum mediale (MOTT) und dem Tectum opticum, wo die primitive Körpersensibilität mit optischen und Octavus (vestibulären) — Reizen in Korrelation tritt.

Ich hatte Gelegenheit, mich an Degenerationspräparate des menschlichen Hirnstammes von der Richtigkeit der MOTT'schen Angabe bezüglich der Endigung jener Fasern im Mesenzephalon und Metathalamus (Ganglion geniculatum mediale) zu überzeugen und möchte hier darauf hinweisen, daß jene Endigung in optischen und statischen Gebieten namentlich dann von großer Bedeutung sein würde, wenn, was nicht nachgewiesen ist, jene Bahn auch primitive Muskelreize führt. In dem folgenden Kapitel werden wir aber sehen, daß das Mittelhirn sich durch den Besitz des Nucleus mesencephalicus trigemini als ein primitives muskulo-sensitives Zentrum dokumentiert.

Est ist interessant zu beobachten, wie die vitalen Empfindingen dort ein Korrelationsgebiet finden, denn auch die Optikus-ausstrahlung zum Mittelhirn hat wesentlich eine vitale Bedeutung, für die Photostatik, welche mit der Gravi-statik die Hauptkoordinat des Raumes ist, worin die Körperempfindungen die dritte Koordinate darstellen.

In den *spino-zerebellären Bahnen* unterscheidet man zwei, das ventrale GOWERS'sche Bündel und das dorsale FLECHSIG'sche Bündel.

Daß wir hierin zwei verschiedene Systeme sehen müssen, ist nicht wahrscheinlich; vielmehr sind es zwei Komponente desselben Systemes.

Weitaus der größte Teil der dorsalen, spino-zerebellären Bahn entsteht ungekreuzt aus den CLARKE'schen Zellen. Da dieselben sich nur über das dorsale Mark und das obere Lendenmark ausdehnen, repräsentiert diese Bahn in erster Linie die Sensibilität des Rumpfes. Doch sollen sich nach MC. NALTY und HORSLEY auch spinozerebelläre Projektionen der hintern Extremitätenregion (Lumb, III—Sacr. II) darin vorfinden, welche aus andern parazentralen Zellen (s. o.) hervorgehen.

Fasern der lumbo-sakralen Region verlaufen auch in der *ventralen, spino-zerebellären Bahn*, welche sonst überwiegend aus Zellen des Zervikalmarkes hervorgeht, fast nur ungekreuzt.

das Rückenmark geleitet wird, wenn die weiße Substanz auf einer bestimmten Strecke fast ganz entfernt wird. Auch sind klinische Fälle bekannt, wobei nach Zerstörung der Hinter- und Seitenstränge die primitive Gefühlsleitung blieb.

[1]) Bei den Teleostiern (S. 142) habe ich bereits auf diesen eigentümlichen, bajonettförmigen Verlauf hingewiesen.

Nach Mc. Nalty, Horsley und Ingvar enthalten beide Bahnen auch im Rückenmarke kreuzende Komponenten, jedoch nur wenige.

Die spino-zerebellären Bahnen verlaufen so im Rückenmark, daß die Fasern aus der Zervikalregion gegen derjenigen der Rumpf- und Lendenregion liegen. Sie enden, nach Abgabe von Kollateralen in der Oblongata (Nucl. Deiters), größtenteils homolateral, teilweise kontralateral in der Rinde der *Vermis cerebelli* [1]). Vergl. Fig. 403 und 404).

Schießlich sei noch ein Faserbündel erwähnt, welches sich im Zervikalmark, in der Region des antero-lateralen Bündels befindet, die Helweg'sche *Dreikantenbahn*, welche lateral von den Vorderwurzeln verläuft (Obersteiner). (In Fig. 118: Fasc. oliv.; etwas zu medial eingetragen).

Das Faserkaliber des Bündels ist ein sehr feines; seine Form ist nicht selten unregelmäßig dreieckig oder halbmondförmig (Obersteiner).

Manche Autoren (u. a. Kaplan) halten diese Bahn für eine aufsteigende, welche in der untern Olive enden soll, daher auch ihr Name *Tr. spino-olivaris.*

Andere Autoren nehmen an, daß es ein absteigendes System der Oliva inferior ist und daß medial von ihm aufsteigende *spino-oliväre* Fasern verlaufen (Goldstein).

Unter den *absteigenden Systemen* des Rückenmarkes finden wir den *Tr. tecto-spinalis* und das Bündel von Deiters zurück, welche teilweise in dem zentralen Längsbündel und in dem Vorder-Seitenstrang (Fibrae vestibulospinales, Fig. 118) verlaufen; daneben absteigende *Neuronen der retikulären Zentren der Oblongata*), welche fast gänzlich im Halsmark bleiben: Fasc. Thomasi, Lewandowsky).

Dabei kommen im Hals- und Thorakalmark absteigende *Bahnen aus dem Atmungszentrum der Oblongata* zu den Kernen der Respirationsmuskeln (Fig. 141) und als sehr wichtige Verbindungen die *rubrospinalen* und die *kortikospinalen* Bahnen.

Der *Tr. rubro-spinalis cruc.* (Monakow's aberrierendes Seitenstrangbündel) der unter den niedern Wirbeltieren nur bei den Vögeln nachgewiesen ist [2]), hat mit der mächtigen Entwicklung des roten Kernes bei manchen Säugern eine erhebliche Ausbildung erfahren (Fig. 118).

Er verläuft im Rückenmarke in dem Seitenstrang ventral vom Pyramidenseitenstrang und ist bis ins Lendenmark verfolgt worden (Lewandowsky, Winkler).

Die wichtigste Ausbreitung der Rückenmarksfaserung stellen die

[1]) Dabei verhalten sich die ungekreuzten zu den gekreuzten Fasern nach Horsley in dem dorsalen Flechsig'schen Bündel wie 2 : 1, in dem ventralen Gowers'schen wie 4 : 1. Der ventrale Trakt (Gowers) soll auch Fasern an den gleichseitigen Dachkern abgeben.

[2]) Auf der Stelle des Nucl. ruber kommen bei Reptilien und Plagiostomen auch große retikuläre Elemente vor; vielleicht, daß sie die Vorstufe des Kernes bilden und ihre Axonen das Mark erreichen (de Lange).

kortiko-spinalen Fasern dar, welche nur den Säugern zukommen und Varianten in ihrem Verlaufe und Endigung aufweisen, welche ein interessantes Licht auf die Gesetze der Faserbildung und -anordnung werfen.

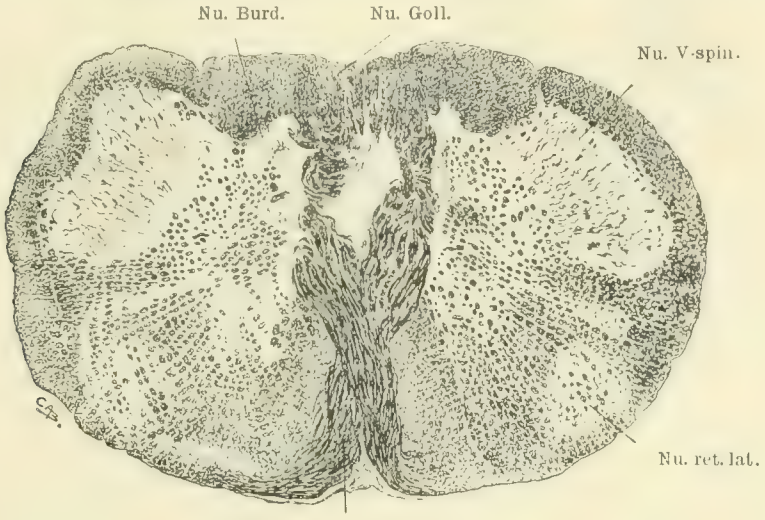


Fig. 114. Arctomys marmota. Verlauf der Pyramidenfasern zu den Hintersträngen (vergl. auch Fig. 116).

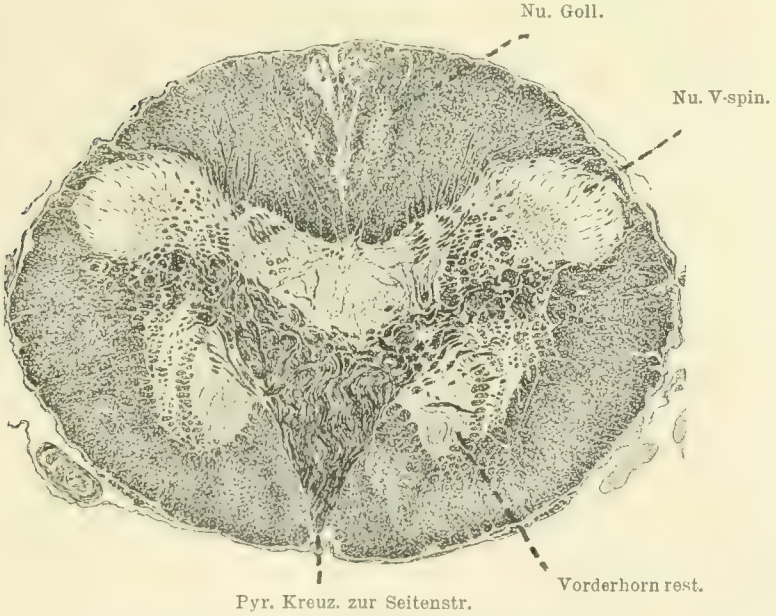


Fig. 115. Cebus fatuellus (Rollschwanzaffe). Verlauf der Pyramiden zu den Seitensträngen

Man unterscheidet zwei kortiko-spinale Systeme: den *Pyramiden-Seitenstrang* und den *Pyramiden-Vorderstrang*, welche Namen, wie die meisten

in der Hirnanatomie, den Verhältnissen beim Menschen entnommen sind, sodaß sie oft für niedere Tiere nicht zutreffen.

Dies gilt besonders für den sogenannten *Pyramiden-Seitenstrang*.

Es stellt sich nämlich heraus, daß die ursprüngliche Lage dieser Bahn, welche bei niederen Säugern noch sehr wenig — oder kein (Maulwurf) — Mark führt, nicht in dem Seitenstrang, sondern im Hinterstrang, ist und daß die Lage im Seitenstrang eine sekundär erworbene ist, die erst bei höhern Säugern und beim Menschen konstant wird. (Man vergl. Fig. 116 und 117).

Eine andere Variation besteht in ihrer verschiedenen Länge.

Bei manchen niedern Säugern reicht sie nur bis in das Zervikalmark, bei den höhern bis ins Lendenmark oder Sakralmark.

Einige vergleichende Angaben mögen hier folgen:

Bei den Monotremen verläuft die Bahn gänzlich oder größtenteils in dem Hinterstrang.

Bei einigen Marsupialiern verläuft sie ausschließlich in dem Hinterstrang (Pseudochirus, Phalangista), bei andern größtenteils darin (Phascolarctus, Macropus). Bei diesen Tieren reicht sie, soweit unsere Erfahrung lehrt, nicht über das Zervikalmark hinaus, was, nach KING, auch bei den Ungulaten der Fall sein soll.

Unter den Rodentiern verläuft die Bahn beim Eichhörnchen (GOLDSTEIN), bei der Ratte, Arctomys (Fig. 114), Cavia cobaya und Cavia aperea ausschließlich in den Hintersträngen. REVELEY konnte sie beim letztgenannten Tier und Spermophiles (sehr verringert) bis in das Lumbalmark verfolgen (Fig. 116).

SUTHERLAND SIMPSON fand sie sogar beim roten Eichhörnchen und bei der Chipmunk in den Hintersträngen bis in das Sakralmark.

Unter den Nagern fand letztgenannter Autor nur bei Erethizon dorsatus zwar die Hauptmasse in dem Hinterstrang, aber doch einen Teil im Lateralstrang.

Erst bei den höhern Tieren, den Karnivoren und Primaten liegt diese Pyramidenbahn gänzlich in den Seitensträngen und (Fig. 117 und 118) erreicht besonders bei den letztern ihre größte Entwicklung, indem sie bis in die letzten sakralen Segmente verfolgt werden kann.

Einige Fasern der Pyramiden-Hinterstrangbahn oder Pyramiden-Seitenstrang sollen nicht kreuzen, sondern in das laterale Horn derselben Seite eintreten. Die Endigung der gekreuzten ist nach den meisten Autoren in den Schaltzellen zwischen Hinter- und Vorderhorn zu finden, nicht, oder weniger, im Vorderhorn selbst.

Die Verhältnisse, wie sie hier geschildert werden, beweisen uns in trefflicher Weise, daß Verlaufs- und Endigungsweise dieser sog. zentralmotorischen Bahn nicht durch motorische Zentren, sondern durch sensible Areale (d. h. durch assoziative Reizverhältnisse, Neurobiotaxis) bestimmt werden [1].

Die zweite kortiko-spinale Bahn ist der *Pyramiden-Vorderstrang*, von dessen Entwicklung wir viel weniger wissen als von der hinteren Pyramide.

Er kreuzt nicht in toto auf der Grenze von Oblongata und Rücken-

[1]) Siehe: Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, Folia Neurobiologica. Bd. I, 1908.

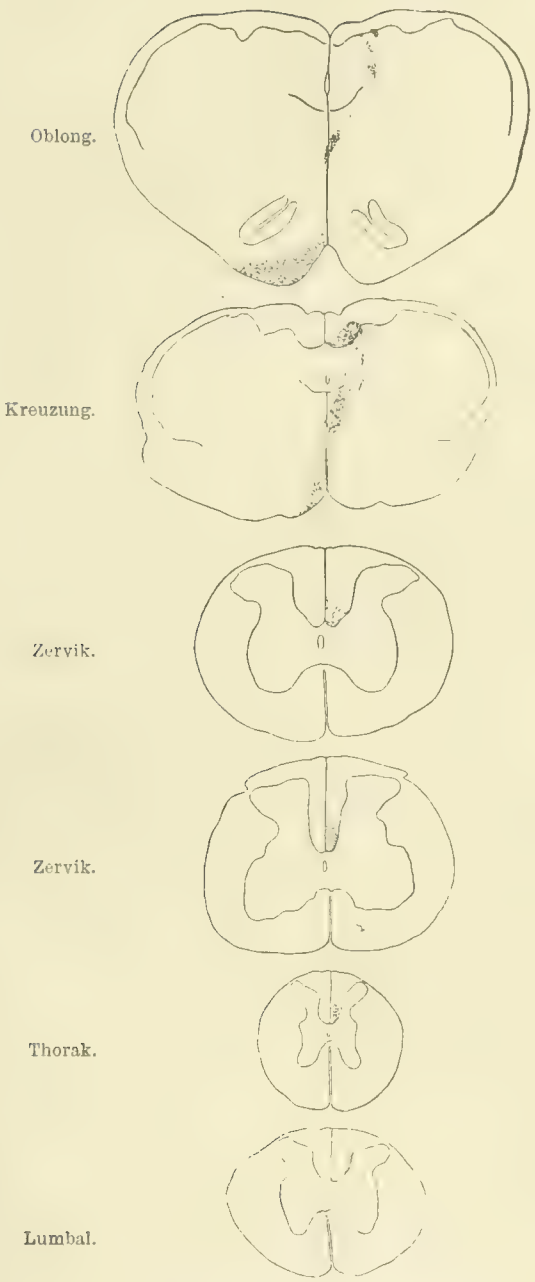


Fig. 116. Degeneration der Pyramiden-Hinterstrangbahn bei Cavia aperea; n. REVELEY. (Verg. auch Fig. 114).

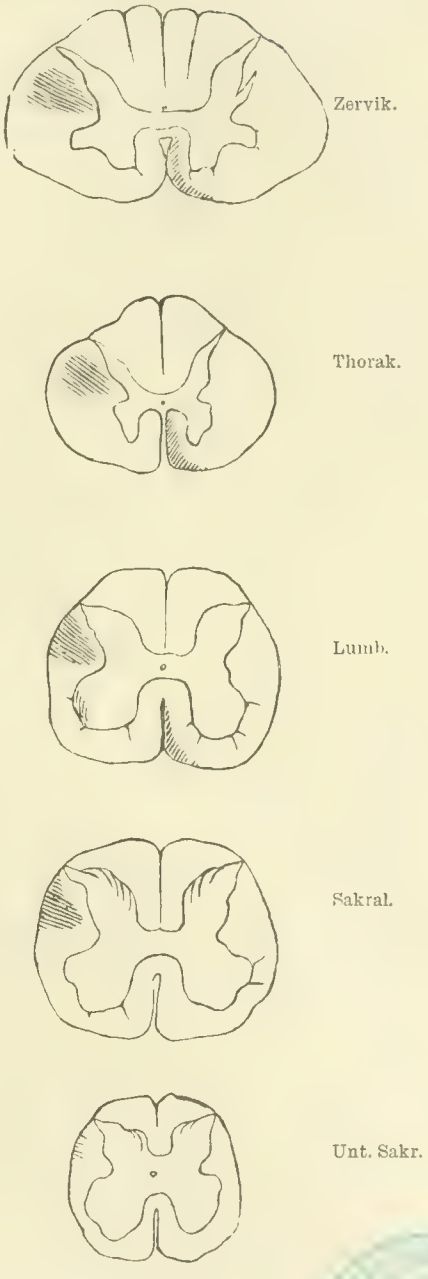


Fig. 117. Degeneration des Pyramiden-Seitenstranges und des Pyramiden-Vorderstranges beim Menschen, n. ERB.

mark [1]) — wie die andere Pyramide — aber erst später im Rückenmark selber, bündelgemäß auf verschiedenen Niveaus.

Im Rückenmark verläuft er nahe der Fiss. mediana anterior und dehnt sich (im Dorsalmark) seitlich bis zum ersten Pialseptum aus (Kooy).

Man nahm früher an, daß der ventrale Pyramidenstrang nur beim Menschen und den anthropoiden Affen vorkäme und war deshalb geneigt, ihm eine Funktion in Verbindung mit dem aufrechten Gang zuzuschreiben. Seitdem ist er aber auch bei anderen Tieren wahrgenommen.

Bei dem kanadesischen Stachelschweine [2]), ist die ventrale Pyramide sogar bis in das fünfte lumbale Segment verfolgt worden (Simpson und King). Ich habe mich an Präpraraten des hiesigen Institutes überzeugt, daß sie sich auch beim Menschen bis in das Lumbalmark ausdehnt (vergl. hierzu auch die alte Abbildung 117 von Erb, Edinger's Vorlesungen entnommen). Ein ähnliches Resultat fand Kooy.

Wahrscheinlich hat das Bündel eine Bedeutung für die *Stammesmuskulatur*, sodaß es nicht befremdend ist, daß ihre Anwesenheit auch bei den Zetazeen konstatiert wurde (Gans), wo diese Muskulatur so sehr überwiegt.

Die *ventrale Pyramide* sendet ihre Fasern örtlich auf verschiedene Niveaus durch die ventrale Kommissur zu dem medialen Abschnitt des Vorderhornes, wo sie wahrscheinlich die medialen Zellgruppen der Stammesmuskulatur innervieren.

Bei der größeren Entwicklung, der Pyramidenfasern, namentlich der Seitenstrangpyramide bei höhern Säugern, wird ein größeres Areal des Rückenmarks davon in Anspruch genommen, was zugleich physiologisch einen größern Einfluß der Rinde auf den Körper und die Gliedmaßen bedeutet.

Der Prozentsatz im Halsmark, welcher von den Pyramiden eingenommen wird, wurde zuerst durch von Lenhossek an Fötussen bestimmt, wo die marklose Pyramide sich scharf von den umringenden Fasern abgrenzt.

Die Zahlen, welche er fand, sind folgende:

Maus	1,14 %
Kaninchen	5 %
Katze	7 %
Mensch	11 %

Es ist jedoch klar, daß diese Ziffern von dem Verhältnis beim ausgewachsenen Rückenmark keinen richtigen Eindruck geben, wäre es nur deshalb, weil ihr Areal durch den Mangel an Markumkleidung in bezug auf die andern Stränge hier relativ zu klein ist.

Höher sind denn auch die Ziffern, welche Bregmann bei ausgewach-

[1]) Daher kommt es daß sie auch wohl als direkte Pyramide bezeichnet wird.

[2]) Unterhalb der Nager ist es bis jetzt nicht gesehen.

senen Individuen fand, und welche namentlich zeigen, wie viel größer der Prozentsatz der Pyramidenfasern bei den Primaten und dem Menschen wird.

Didelphys	3,6 %
Elephas	4,8 %
Hund	6,7 %
Phoca vitulina	19,4 %
Cebus fatuellus	20,1 %
Mensch	30 %

Die hohen Zahlen bei den Primaten und dem Menschen haben einen desto größern Wert, weil durch die schon erwähnte Zunahme der Hinterstränge bei den höhern Tieren die Zunahme des Prozentsatzes der Pyramidenfasern beeinträchtigt wird.

Der größere physiologische Einfluß der Rinde auf die Bewegungen bei den letztgenanten ist sowohl quantitativ als qualitativ.

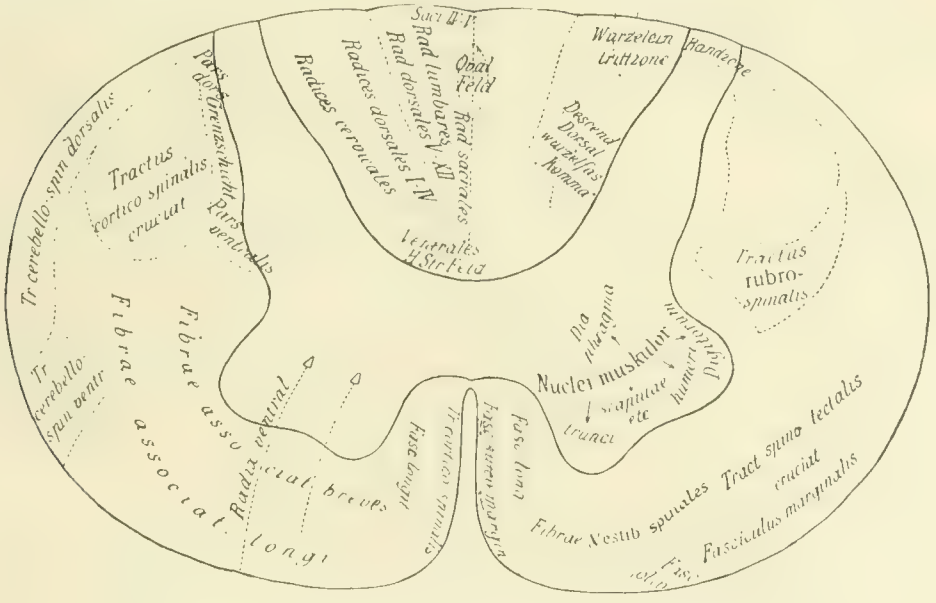


Fig. 118. Schema der Einteilung der grauen und weißen Substanz im unteren Zervikalmark des Menschen; n. EDINGER, mit einigen Modifikationen n. LEWANDOWSKY, WINKLER u. A. [1]).

Reizverzuche der Rinde (siehe Kap. X) bestätigen die erwähnten Degenerationsversuche, daß bei dem einen Tier eine größere Strecke des Rückenmarks Pyramidenfasern empfängt als bei einem andern Tier. Dementsprechend können bei manchen Tieren wohl die vordern Extremitäten durch Rindenreizung influenziert werden, aber nicht die hintern.

Dazu kommt noch, daß auch die Art und der Grad des Einflusses

[1]) Die HELWEG'sche Bahn (Fasc. oliv.) liegt mehr lateral als in der Figur angegeben.

verschieden ist, wie namentlich durch die Pathologie gezeigt wird, welche uns lehrt, daß ein niederer Säuger nach kortikalen oder subkortikalen Läsionen fast keine länger anhaltenden Bewegungsstörungen aufweist, während eine solche Läsion beim Menschen sehr andauernde und tief eingreifende Störungen der Bewegungen verursacht.

Zum Schluß reproduziere ich hier ein Schema der verschiedenen auf- und absteigenden Bahnen im unteren Halsmark des Menschen (Fig. 118).

Die nicht-nervösen Bestandteile des Rückenmarkes bei den Säugern und dessen Hüllen.

Die *Hüllsubstanz* des Säugerrückenmarkes zeigt einen hohen Grad von Differenzierung (vergl. auch S. 45—49). Ich werde sie etwas ausführlicher behandeln, weil ihre Kenntnis für die menschliche Pathologie sehr wichtig ist.

Der periphere Ausläufer der *Ependymzellen* reicht beim ausgewachsenen Menschen nicht mehr durch die ganze Dicke des Rückenmarkes hin, sondern dehnt sich im ausgewachsenen Mark meistens nicht weiter aus, als der grauen Substanz entspricht.

Die Zellen sind an der Ventrikelseite mit einem Flimmersaum besetzt, der namentlich dort, wo die dorsale Einengung des Zentralkanals ausbleibt, also am Ende des Conus terminalis, sehr deutlich sein kann. An dieser Stelle findet man manchmal Öeffnungen, wodurch der Zentralkanal mit dem perimedullären Raum in Kontakt tritt. Die Umgebung des Ependyms ist hier oft stark vaskularisiert (Vermeulen).

Innerhalb des Zentralkanales ist auch bei den Säugern der Reissner'sche Faden gefunden (Horsley, Nicholls) über dessen Bedeutung keine Sicherheit besteht. Es ist jedoch ausgeschloßen, daß es sich dabei handelt um einen nervösen Reflex-Apparat. Doch soll hier auch keine zufällige Koagulation von Eiweiß vorliegen (Nicholls).

Die übrigen Stützzellen haben durch ihre Lage und die Entwicklung von sekundären Ausläufern den Charakter von autonomen *Gliazellen* (Astrozyten). Man unterscheidet darin zwei Sorten. Je nach der Länge der sekundären Fasern spricht man von *Kurzstrahlern* und *Langstrahlern*. Die ersteren finden sich hauptsächlich in der grauen Substanz, die Langstrahler in der weißen.

Die *Langstrahler* in der weißen Substanz sind nicht so zahlreich wie die Kurzstrahler in der grauen.

Beide bilden um die Gefäße oder richtiger um die perivaskulären Lymphscheiden eine geschlossene Bekleidung, die sog. „Adventitia gliosa" oder *Limitans gliosa perivascularis*, welche sich bildet aus den verbreiterten Endfüßchen der Gliafasern (vergl. S. 46 bis 48 und Fig. 32 B).

Innerhalb der perivaskulären Scheide (Virchow-Robin'schen Raum) begeben sich nur die (nach Held von der Glia ab zu leitenden) *Stäbchenzellen*.

An der Peripherie des Rückenmarkes bilden die Endfüßchen der äußeren Gliazellen (Gliarandzellen) die Limitans gliosa superficialis (wie in Fig. 32 A).

Sonst umspinnen sie die Markscheiden der Nervenfasern. Sie dringen darin sogar ein (PALADINO) wie ihre Ausläufer auch in die Ganglienzellen eindringen können. Unter normalen Umständen führen sie normale Stoffwechselproduktie davon ab. Ihre Funktion erfährt aber unter pathologischen Umständen eine erhebliche Exazerbation und der Glia kommt eine große Rolle zu in der menschlichen Pathologie, wobei sie vielfach einen *phagozytären Charakter* aufweist, namentlich für Scheidensubstanz (*Myelophagie*) und Blutzellen aber auch Ganglienzellen gegenüber (*Neuronophagie*).

Außerdem soll der Glia (NAGEOTTE, MAWAS) eine sekretorische Funktion zukommen, indem ihre Mitochondrien sich zu Sekretkörnern umbilden können. Im Rückenmark ist dies allerdings nicht nachgewiesen, wohl im Auge und in der Epiphyse (Vergl. auch ACHUCCARRO).

Neben der Glia enthält das Rückenmark zahlreiche piale *Bindegewebssepten*, welche *Blutgefäße*, größer als Kapillaren, führen, die sich außerhalb der Septen, namentlich in der grauen Substanz, aber auch in der weißen, in Kapillaren aufsplittern.

Es handelt sich dabei stets um Endkapillaren, das heißt solche, welche keine kollateralen Verbindungen haben.

Die Gefäße und Kapillaren sind umgeben von weiten perivaskulären Lymphräumen, welche sich fortsetzen in den Lücken der Arachnoidalhaut und deren Perithelien, wahrscheinlich verwandt sind mit der endothelialen Bekleidung der Arachnoïdea. Wirkliche Lymphgefäsze, wie sie sonst überall im Körper vorkommen, liegen in dem Rückenmark (und in dem Gehirn) nicht vor.

Die *Hüllen* des Rückenmarkes weisen eine bedeutend höhere Differenzierung auf als bei den Vögeln, indem das Arachnoidalgewebe, das bei den Vögeln kaum anwesend ist, sich bei den Säugern zu einem mächtigen, spongiösen Sack ausgebildet hat, welcher aus der Meninx secundaria der niedern Tiere hervorgeht, die sich hier in zwei Abschitte auflöst: die Pia Mater und die Arachnoidea.

Die *Pia Mater* liegt direkt dem Rückenmark auf, besteht aus mehr oder weniger fibrösen Fasern und ist reichlich vaskularisiert.

Ihre an dem Nervensystem (dessen Membr. limitans gliosa) grenzende Schicht: der Membrana intima Piae (HELD) besteht aus endothelartigen Zellen, welche der Membrana limitans gliosa überall folgen.

In der Pia kommen bei den Säugern, auch bei den Menschen, stellenweise Pigmentzellen vor.

Die *Arachnoïdea* [1]) ist eine durch Bindegewebstrabekeln durchquerter

[1]) In der Arachnoidea werden manchmal Kalkkonkremente gefunden, die sogar sehr

spongiöser Sack, dessen Wände überall mit Endothelien bekleidet sind.

Das *innere Blatt* jenes spongiösen Gewebes liegt auf der Pia, das *äußere Blatt* is weit davon entfernt und beide fassen den, bei den Rodentiern weniger, bei den Karnivoren und Primaten sehr weiten *Intraarachnoïdalraum* zwischen sich (Key und Retzius).

In dem Innenblatt der Arachnoïdea und in den größeren Trabekeln verlaufen Blutgefäße, ebenso wie in der Pia. Diese sowohl wie die pialen Gefäße kommunizieren mit den Gefäßen der Rückenmarkssepten, während die *intraarachnoïdalen Räume kontinu sind mit den perivaskulären Räumen des Markes*, sodaß die perivaskuläre Lymphe in dem Liquor cerebrospinalis übergeht und umgekehrt.

Hieraus erklärt sich, daß Substanzen, welche in dem Intraarachnoïdalraum injiziert werden, zurückgefunden werden in den perivaskulären Räumen und von da aus das Rückenmark erreichen können (Goldmann) wenn sie (was oft nicht der Fall ist) die Limitans gliosa passieren können.

Die Flüssigkeit des Intraarachnoïdalraumes wird wohl als *Liquor cerebro-spinalis externus* bezeichnet gegenüber dem Inhalt der Hirnventrikel und des Zentralkanals, der als Liquor cerebro-spinalis internus bezeichnet wird.

Indessen hat dieser Unterschied hauptsächlich eine topographische Bedeutung und dürften beide Flüssigkeiten im wesentlichen dasselbe sein, umsomehr, als an den Foramina Magendi und Luschkae (vergl. das folgende Kapitel) des vierten Ventrikels und an dem Conus terminalis eine Kontinuität dieser Flüssigkeiten besteht.

Der *Liquor cerebro-spinalis* enthält nach der Analyse vieler Autoren nur wenig Eiweiß, geringe Salzquantitäten und Spuren von Dextrose. Er unterscheidet sich von der Körperlymphe durch einen geringeren Gehalt an Fettkörperchen und Lymphozyten.

Der Liquor cerebro-spinalis internus bildet sich, phylogenetisch und ontogenetisch, zuerst als Transsudat der Kapillaren, welches durch die gliösen Grenzmembranen und durch das Chorioidepithel und Ependym ein besonderes Gepräge erhält.

Die erste Ausbreitung der ventrikulären Flüssigkeit in den perimedullären Gewebsspalten (also die Bildung des Liquor cerebro-spinalis externus) zeigt sich — beim Schwein — in einem Embryo von 14 m.m. (Weed) durch die Dachmembran des IV Ventrikels.

Beim Rückenmark, wo Arachnoïdalzotten und große venöse Sinüsse fehlen, wird der Liq. cerebro-spinalis ext. nach der Meinung der meisten Untersucher abgeführt durch die intrafascikulären (endoneuralen) Lymph-

reichlich sein können. Ich erinnere mich eines Falles, wo das Mark völlig damit gepanzert war.

Der Mann (er starb an Pneumonie) hatte nie Klagen geäußert, welche auf irgend eine Reizung des Rückenmarkes oder deren Häute hinwiesen. Nach verschiedenen Untersuchern handelt es sich dabei um verkalkte Knorpelplättchen (vergl. Krämer, Chvostek, Zanda, Obersteiner).

spalten der Wurzeln. Bereits KEY und RETZIUS konnten nachweisen, daß eine intraarachnoïdale Farbstoffinjektion durchdringt in die Lymphspalten der Wurzeln und der Intervertebralganglien.

Im Gehirn, wo nur wenige Wurzeln vorkommen und dem gegenüber große venöse Sinüsse und Arachnoïdalzotten vorliegen, wird dasselbe nach den Untersuchungen von QUINCKE, REINER und SCHNITZLER, SPINA, ZIEGLER, HILL, LEWANDOWSKY und WEED hauptsächlich durch die Sinüsse — also direkt durch die Blutbahn — abgeführt. Nach GOLDMANN, DANDY und BLACKFAN aber sollen hier Kopflymphgefäße den Hauptabfuhrweg bilden.

Der Intraarachnoïdalraum des Rückenmarkes setzt sich frontalwärts fort, in den des Gehirns, namentlich in den der Hirnbasis. Mit dem entsprechenden Raum des Kleinhirns und der Konvexität des Großhirns besteht auch eine Verbindung. Der Übergang darin ist jedoch nicht so leicht als an der Basis, wie Injectionsversuche beweisen (GOLDMANN, BROUWER).

In der *Dura Mater*, welche neben Bindegewebe elastische Fasern führt, sind wieder zwei Blätter zu unterscheiden, von denen das innere Blatt sich dem Außenblatt der Arachnoïdea anlegt, das äußere dem Periost.

Zwischen den beiden Duralblättern findet sich der *Intraduralraum*, der ebenfalls Endothelien aufweist (STERZI) und in dem Rückenmarke sehr klein ist, kleiner als im Gehirn.

Der Intraduralraum kommuniziert kaum oder nicht mit dem Intraarachnoïdalraum. Stoffe, in den letzteren eingebracht, erscheinen nicht in dem Intraduralraum (KEY und RETZIUS, WEED, CUSHING). Dagegen kommen manche Stoffe, welche in den Duralraum eingebracht sind, wohl in den Intraarachnoïdalraum.

Es handelt sich hier also um eine einseitige Permeabilität zwischen diesen Räumen. Den Endothelzellen, welche die verschiedenen Häute, namentlich auch die Arachnoïdea, bekleiden, dürfte dabei eine Rolle zukommen.

Zwischen Pia mater und Dura mater erstrecken sich die *Ligamenta denticulata*, mit den Wurzeln der Spinalnerven alternierend, durch den Arachnoïdalraum hindurch.

Die Dura mater ist, wie die Pia mater, reich an Gefäßen. Peripheriewärts kommunizieren dieselben (wie die der Pia) mit denjenigen der Nervenwurzeln. Die Dura selber geht in das Perineurium der Wurzeln über. *perimeningeales Fettgewebe*, so reichlich bei niedern Tieren, ist nur noch in Spuren vorhanden, namentlich in der Umgebung des Filums.

Auf dem Filum terminale vereinigen sich die drei Hirnhäute wieder zu einer gemeinsamen Haut. Hier findet sich also ein Stehenbleiben auf primitiveren Verhältnissen, ebenso wie in dem Zentralkanal des Conus terminalis, wo die Verlötung des dorsalen Abschnittes desselben meist ausbleibt (S. 224).

Überblick über die Organisation und progressive Entwicklung des Rückenmarkes.

Amphioxus.

Überblicken wir jetzt die phylogenetische Entwicklung des Rückenmarks dann sehen wir, daß in dem primitivsten Zustande (Amphioxus) die Hinter- und Vorderwurzeln in ihrem peripheren Verlaufe ganz getrennt sind und alternierend austreten, indem die Hinterwurzeln auf dem Niveau der intermyotomalen Septen, die Vorderwurzeln etwa auf der Mitte der Myotome austreten.

Die Ursprungszellen der hier noch rein somato-motorischen Vorderwurzeln, noch nicht mit Sicherheit lokalisiert, liegen anscheinend nicht auf dem Niveau des Wurzelaustrittes, und man muß an die Möglichkeit denken, daß diese Wurzeln als Kollateralen von Längsfasern entstehen.

Die Hinterwurzeln enthalten drei Faserarten: erstens somato-sensible Fasern (für die Haut) und viszero-sensible (für die Schleimhaut), welche beide nur mit freien Ausläufern enden.

Außerdem sind darin motorische Fasern für die viszerale Muskulatur enthalten.

Die Ursprungszellen der sensiblen Fasern sind noch bipolar und liegen teilweise ($^1/_3$) intramedullär, teilweise in dem extramedullären Abschnitt der Wurzel, ohne sich dort zu einem Spinalganglion zu häufen. Die viszerosensiblen Fasern verlaufen im Rückenmark zentral von den auf- und absteigenden Dichotomien der somato-sensiblen Fasern.

Als sekundäre Rückenmarkszellen sind an erster Stelle die dorso-medianen Riesenzellen zu erwähnen, deren Lage mit den Eintrittstellen der sensiblen Wurzeln korrespondiert und deren Axonen ventrale Kommissur- oder Bogenfasern bilden, wovon diejenigen des kaudalen Rückenmarkabschnittes abwechselnd rechts und links frontalwärts laufen, diejenigen des vorderen Abschnittes kaudalwärts, ebenfalls alternierend. Es handelt sich hierbei um die erste sekundäre Sensibilitätsbahn für vitale (protopathische Reize), deren Reflexauslösung meistens negativer Natur ist.

Außerdem kommen kleinere Zellen vor, die als homolaterale Strangzellen zu deuten sind.

Anzestrale Bildungen, welche unter den Vertebraten nur bei Amphioxus vorkommen, sind die haartragenden Sinnesnervenzellen in den Tentakeln und namentlich die Rückenmarksaugen, die haupsächlich in den ersten und letzten Segmenten des Markes sehr zahlreich sind.

Zyklostomen.

Das Alternieren der motorischen Vorder- und gemischten Hinterwurzeln ist bei den *Zyklostomen* noch vorhanden. Eine Vereinigung dieser Wurzeln zu einem Stamme findet sich nur bei den Myxinoiden, nicht beim Neunauge.

Die graue Substanz beschränkt sich nicht mehr auf den Zentralkanal, sondern zeigt jederseits ein gemischtes, motorisches und sensibles Horn, das sich seitlich vom Zentralkanal ausdehnt wie zwei Striche (—o—) und u. m. die Ursprungszellen der Vorderwurzeln enthält.

Diese Zellen liegen auch hier fast nie auf dem Niveau des Wurzelaustrittes. Ihre Dendriten dehnen sich in einer Fläche aus, welche quer auf den zahlreichen marklosen Längsfasern des Rückenmarks steht, wahrscheinlich infolge der irradiativen Reizausstrahlung der Längsfasern des Rückenmarkes, welche bei diesem Tiere noch gänzlich marklos sind.

Diese Dendriten enden teilweise auf den MÜLLER'schen Fasern, stellen aber größtenteils ein marginales Dendritennetz dar, zu dessen Bildung vielleicht auch trophische Verhältnisse beitragen.

Die *Hinterwurzeln* enthalten auch hier neben somato- und viszerosensiblen Fasern, viszero-motorische Komponenten.

Von den somato-sensiblen Fasern, die auch bei den Zyklostomen (wie bei Amphioxus) nur freie Eindigungen in der Haut besitzen, entsteht nur noch $^1/_5$ aus intramedullären Zellen, die übrigen gehen aus extramedullären, meistens noch bipolaren Ganglienzellen hervor.

Die zentralen Ausläufer der letztgenannten Zellen dichotomisieren sich teilweise im dorso-lateralen Abschnitt des Rückenmarks und treten durch Kollateralen mit der grauen Substanz der Hörner und mit dem marginalen Dendritennetz in Verbindung. Die viszero-sensiblen Fasern enden zentral davon.

Die Lage der Ursprungszellen der viszero-motorischen Fasern ist uns ungenügend bekannt.

Die *sekundären Systeme* sind hier bedeutend mehr entwickelt als bei Amphioxus. Darunter sind an erster Stelle die ventralen Bogenfasern der primitiven sekundär sensiblen Bahn zu erwähnen, welche als Homologa der Riesenzellen von Amphioxus betrachtet werden müssen, aber viel zahlreicher sind.

Sie verlaufen im Vorderseitenstrang und können sich frontalwärts in die Oblongata ausdehnen.

Daneben kommen gleichseitige *Strangfasern* vor, deren Axonen hauptsächlich in den dorsalen und lateralen Strängen verlaufen und überwiegend als kurze intersegmentale Schaltneuronen zu deuten sind.

Auch das Rückenmark der Zyklostomen ist noch fast gänzlich ein Lokalapparat.

Das einzige System, das ihm Reize aus frontalen Hirnabschnitten übermittelt, wird von den MÜLLER'schen Fasern gebildet, welche aus dem Mittelhirn und der Oblongata stammen und, das ganze Mark durchziehend, erst im Schwanzmark enden. Die sie durchlaufenden Reize üben aber auch einen (irradiativen) Einfluß auf die Zellen des übrigen Rückenmarks aus. Daneben erhält das Mark kleinere absteigende Bahnen aus den retikulären Zellen der Oblongata.

Plagiostomen.

Erst das Rückenmark der *Plagiostomen* bildet durch die Markumscheidung seiner Fasern, die Anordnung seiner grauen Substanz und die konstante Verbindung der Hinter- und Vorderwurzeln das Prototyp für das Rückenmark der höheren Tiere.

Von der Vereinigungsstelle der Vorder- und Hinterwurzeln geht ein symphatischer Ast zu den Eingeweiden und Gefäßen, bildet aber noch keinen sog. „Grenzstrang".

Im frontalen Abschnitt des Rückenmarkes besteht ein erheblicher Unterschied in dem Umfang der Vorder- und Hinterwurzeln, indem die letzteren dort sehr klein sind und ganz frontal fehlen (spino-occipitale Nerven).

Diese frontalsten Rückenmarkswurzeln werden als okzipitale Nerven bezeichnet und sind bei der kaudalen Vergrößerung, welche der Schädel der Plagiostomen (Neokranium) im Vergleich zu demjenigen der Zyklostomen (Paläokranium) erfahren hat, darin aufgenommen worden (erste oder protometamere Assimilation von Rückenmarkswurzeln).

Das eigentliche Rückenmark und dessen Nerven sind ziemlich gleichartig gebaut, weil Lumbal- und Zervikalanschwellungen hier noch fehlen.

Der gemischte motorisch-sensible zweiflügelige Typus der grauen Substanz, wie er bei den Zyklostomen vorliegt, wobei kein Hinter- und Vorderhorn zu unterscheiden ist, erfährt bei den Plagiostomen zuerst eine Differenzierung zu einer vierflügeligen Form, indem die graue Substanz sich jederseits in ein hinteres sensibles und vorderes motorisches Horn trennt.

Der sensible Abschnitt unterscheidet sich (namentlich bei Haien) von dem vorderen motorischen Abschnitt, indem ihre linke und rechte Seite mehr oder weniger verschmolzen sind, während ventral immer zwei deutlich getrennte Hörner vorkommen.

Die *Vorderwurzeln* entstehen ungekreuzt aus Zellen, welche auch hier meistens nicht auf dem Niveau des Wurzelaustrittes liegen. Ihre Dendriten bilden, wie bei den Zyklostomen, einen marginalen Plexus, namentlich an der lateralen Peripherie des Markes.

Vielleicht enthalten die Vorderwurzeln neben somato-motorischen auch viszero-motorische Fasern.

Die *Hinterwurzeln* enthalten jedenfalls neben somato-sensiblen und viszero-sensiblen Fasern auch viszero-motorische Fasern.

Von den sensiblen Fasern geht nur bei Embryonen noch ein Teil hervor aus intramedullären Zellen. Beim ausgewachsenen Tier finden alle ihren Ursprung in den extramedullären Spinalganglienzellen.

Zentral endet ein Teil der *Hinterwurzelfasern* in dem dorsalsten Abschnitt des Hinterhornes, ein anderer Teil verläuft als Längsfasern in auf- und absteigenden Bündeln, welche dieses Horn durchlöchern.

Eine dorso-mediale Anhäufung davon zu eigentlichen sensiblen *Hintersträngen* fehlt aber bei diesen Tieren, und eine Akkumulation von Hinterwurzelfasern an der Übergangsstelle von Oblongata und Rückenmark und entsprechende Hinterstrangkerne kommen bei den Plagiostomen noch nicht vor.

Der Hinterwurzel-Vorderhornreflex wird vermittelt durch große Dendriten von Vorderhornzellen, die sich bis in die graue Substanz des Hinterhornes verästeln und mit Kollateralen oder Endigungen von Hinterwurzelfasern in Verbindung treten (*primitive sensitivo-motorische Reflexbahn*).

Unter den *sekundären sensiblen Neuronen* sind die Bogenfasern der primitiven vitalen sekundären Sensibilitätsbahn außerordentlich zahlreich und begeben sich an der entgegengesetzten Seite in den Vorderseitenstrang.

Ein Anzahl davon — namentlich aus dem Zervikalmark — steigt bis in die Oblongata und bis zum Mittelhirn empor (Tr. spino-bulbaris und Tr. spino-mesencephalicus).

Die *gleichseitigen Strangfasern* sind ebenfalls stark vermehrt und bilden Bündel, welche in den Vorderstrang verlaufen und solche in den dorsalen und den lateralen Strängen, meistens absteigend, so daß der aborale Reflex darin überwiegt.

Auch hierunter gibt es indessen Fasern, die weit frontalwarts ziehen (Tr. spino-cerebellaris).

Das Rückenmark dieser Tiere wird außerdem von einer viel größeren Anzahl *Systeme aus höher gelegenen Zentren* beeinflußt, als dasjenige der Zyklostomen.

Solche Bahnen entstehen hauptsächlich in den Gleichgewichtszentren und retikulären Zellen der Oblongata und übermitteln dem Rückenmark Reize der N. N. V, vestibularis, und laterales und des Kleinhirns.

Direkte Fasern aus dem Tectum opticum, den Lobi inferiores und der Mittelhirnbasis sind nicht nachgewiesen, aber Bahnen aus diesen Zentren steigen in die Oblongata bis zum Anfang des Rückenmarkes ab, wo ihre Reize, korreliert mit andern Reizen, mittels retikulärer Elemente, deren Axonen ein „final common path" verschiedener Empfindungen darstellen, auf das Rückenmark übertragen werden.

Teleostier.

Bei allen *Teleostiern* weist das Mark in seinem *frontalen* Abschnitt im Vergleich zu dem der Plagiostomen eine Reduktion auf durch den Verlust der okzipitalen und okzipito-spinalen Nerven.

Dadurch folgen wirkliche spinale Nerven mit gut ausgebildeten Hinterwurzeln direkt auf die Branchialnerven der Oblongata. Dieselben liegen sogar teilweise innerhalb des Schädels (auximetamere Assimilation). Eine zweite Reduktion, welche das *kaudale* Rückenmark betrifft, kommt nicht bei allen Teleostiern vor, doch ist bei den Plektognaten sehr auffallend (namentlich bei Orthagoriscus und Lophius), wo ein großer Abschnitt des Vertebralkanals nur längsverlaufende Wurzelfasern (Cauda equina) und das Filum terminale des Rückenmarks enthält.

Diese kaudale Reduktion hängt mit der starken Verkümmerung des hintern Körperabschnittes jener Tiere zusammen.

Peripher von der Vereinigungsstelle der Vorder- und Hinterwurzeln (außerhalb des Vertebralkanals) bilden die Rami communicantes des Sympathikus hier zuerst einen *wirklichen Grenzstrang*.

Die Ursprungszellen der *motorischen Wurzeln* reichen bedeutend ventraler als bei den Plagiostomen, durch den überwiegenden Einfluß ventraler Reflexsysteme (Neurobiotaxis).

Dadurch kann man in ihnen oft eine dorso-mediane und eine ventrolaterale Gruppe unterscheiden. Ihre Dendriten bilden, wie bei allen Fischen, einen marginalen Plexus, namentlich an der lateralen Seite des Markes.

Die Vorderwurzeln enthalten hier neben somato-motorischen Fasern bereits eine große Anzahl viszero-motorischer Fasern (praeganglionäre oder Wurzelfasern des Sympathicus), die ihren ursprünglichen Verlauf durch die Hinterwurzeln teilweise hierin verlegten.

Bei einigen Teleostiern (Malopterurus und Gymnotus, wahrscheinlich auch Mormyrus) sind motorische Zellen zu Ursprungszellen von elektrischen Nerven geworden. Bei Gymnotus handelt es sich dabei um somato-motorische Zellen dat das elektrische Organ hier aus Somiten entsteht), bei Malopterurus um viszero-(moorische Zellen (elektrisches Hautorgan).

Die *Hinterwurzeln* der Knochenfische enthalten noch die drei üblichen Komponenten: somatosensible, viszero-sensible Fasern und (wenige) viszeromotorische Fasern.

Die erstgenannten Fasern entstehen bei vielen ausgewachsenen Teleostiern, im Gegensatz zu den Plagiostomen, teilweise noch aus intramedullären Zellen, die entweder über das ganze Rückenmark vorkommen, oder nur im Zervikalmark.

Die zentralen Ausläufer dieser Zellen lassen sich frontalwärts bis zu der deszendierenden Trigeminuswurzel verfolgen.

Die Mehrheit der Hinterwurzeln wird aber von extramedullären spinalen Ganglienzellen gebildet.

Die zentralen Ausläufer dieser Spinalganglienzellen treten namentlich *seitlich* von der grauen Substanz der Hinterhörner ein und teilen sich dort in auf- und absteigende Äste, welche in dem hintern Abschnitt der Seitenstränge verlaufen.

Durch diesen überwiegend seitlichen Verlauf der Hinterwurzelfasern sind die eigentlichen Hinterstränge sehr klein und bestehen sie hauptsächlich, aus deszendierenden Neuronen von Strangzellen, welche aborale Reflexe übermitteln.

Die *aufsteigenden endogenen Fasern* leiten die primitive vitale Sensibilität und entstehen aus Bogenfasern und aus homolateralen Strangfasern.

Die Bogenfasern verlaufen nach der Kreuzung erst eine kurze Strecke im Vorderstrang und gehen dann in den Seitenstrang über.

Ein Teil derselben erreicht die Oblongata und das Mittelhirn, namentlich solche aus dem Zervikalmark: Tr. spino-bulbaris und spino-mesencephalicus oder antero-laterale primitive Sensibilitätsbahn Edinger's.

Die gleichseitigen Strangfasern verhalten sich wie bei den Selachiern. Ein Teil davon bildet einen Tr. spino-cerebellaris (dorsalis).

Bei einigen Teleostiern sind die Hinterhörner im Halsmark stark vergrößert, infolge einer Hypertrophie der Taktilität in dem Gebiete der entsprechenden peripheren sensiblen Nerven; namentlich bei Trigla und Lophius ist dies sehr auffallend.

Diese dorsalen grauen Massen sind jedoch nicht mit Hinterstrangkernen zu vergleichen, weil sie nur eine lokale Bedeutung haben.

Bei diesen Tieren kann außerdem in dem dorsalen Seitenstrang ein Kern vorkommen. (*Nucleus funiculi lateralis*), der nur aufsteigende Fasern aus dem Halsmark aufnimmt und sekundäre Neuronen zur Oblongata, Mittelhirn und Kleinhirn sendet, also auch nicht mit den Hinterstrangkernen der Säuger zu homologisieren ist.

Die aus frontalern Hirnabschnitten dem Rückenmark zuströmenden Fasern sind bei den Teleostiern denjenigen der Plagiostomen ähnlich. Wie dort handelt es sich dabei überwiegend um optische, trigeminale und Geruchsreflexe, welche ihm mittels Koordinationskernen der Oblongata übertragen werden.

Neben den vestibulo-spinalen Bahnen fällt namentlich die dicke Mauthner'sche Faser in der Nähe des Fasciculus longitudinalis centralis auf, welche ein Korrelat verschiedener Oblongatareflexe, optische, Lateralis- und Trigeminus-Reize, namentlich aber Vestibular-reflexe auf die Schwanzregion des Rückenmarkes überträgt: ein typisches Beispiel einer gemeinschaftlichen Endbahn multipler Reize („Final common path").

Daneben kommen, bis jetzt bei den Selachiern nicht nachgewiesene, absteigende sekundäre Geschmacksbahnen, deren Endigungen aber auf den Anfang des Zervikalmarkes beschränkt bleiben.

Die Zephalisation des Rückenmarkes ist hier also wohl etwas weiter geschritten als bei den Haien, beschränkt sich aber noch auf indirekte Mittelhirn- und direkte Nachhirnreize.

Amphibien.

Auch das *Rückenmark der Amphibien* zeigt eine große Reduktion im Vergleich zu dem der Plagiostomen, dem es sonst in seinem histologischen Aufbau sehr ähnlich ist.

Anstatt der zahlreichen okzipitalen und okzipito-spinalen Wurzeln jener Tiere findet man hier bloß einen Nerv dieser Art, der sich dem II^{ten} Spinalnerven zugesellt und den N. hypoglossus bildet.

Auch der erste Spinalnerv fehlt und die Zahl der übrigen wirklichen Rückenmarksnerven beträgt nur zehn oder elf (gegen manchmal 100 bei den Haien).

Bei der Larve des Frosches und bei geschwänzten Amphibien kommen indessen viel mehr Nervenwurzeln vor, weil auch deren Schwanz innerviert wird. Erst bei der Reduktion desselben gehen diese Wurzeln verloren und wird der hintere Abschnitt des Markes in ein atrophisches Filum terminale umgewandelt.

Eine besondere Eigentümlichkeit ist, daß hier zuerst eine Lumbal- und Zervikalanschwellung auftreten, entsprechend der starcken Entwicklung der Extremitäten.

Die *ventralen Wurzelfasern* (welche bei Embryonen bloß Kollateralen von längsverlaufenden Fasern sind) werden bei ausgewachsenen Amphibien in der üblichen Weise von den Axonen ventraler Wurzelzellen gebildet. Man kann in diesen Zellen eine medio-ventrale Säule unterscheiden, welche sich durch das ganze Rückenmark erstreckt, und laterale Gruppen, welche sich namentlich in den Intumeszenzen finden und der Innervation der Extremitäten dienen.

Das marginale Dendritennetz, welches aus diesen Zellen und andern Elementen der Vorderhörner hervorgeht, dehnt sich fast über die ganze Peripherie, namentlich aber über deren ventro-laterale und laterale Abschnitte aus, wie bei den Haien.

Sensible Wurzelfasern aus *intramedullären Zellen* kommen, wie bei den Haien und Rochen, nur während des larvalen Lebens vor. Sie senden einen peripheren Ausläufer zu der Haut und zu den Muskeln (Muskelsensibilität).

Im ausgewachsenen Zustande sind diese Zellen verschwunden und geschieht die Sensibilitätsleitung bloß durch Ausläufer von extramedullären Ganglienzellen.

Die zentralen Fortsätze davon bilden zwei Bündel. Ein laterales zieht in die Zona marginalis der Hinterhörner.

Ein größeres mediales verläuft in den Hintersträngen.

Die Ausbildung dieser Hinterstränge hat zu Folge, daß die sensiblen Hinterhörner auseinander gedrängt werden und das Rückenmarksgrau nun mehr die Form eines **X** aufweist.

Die sensitivo-motorischen Reflexe (beim nicht ausgewachsenen Frosch

noch vermittelt durch lange Dendriten der motorischen Zellen) werden beim ausgewachsenen Frosch (zuerst in der Phylogenese) ermittelt durch lange sensitivo-motorische Kollateralen der Hinterstränge, welche bis in die Vorderhörner reichen.

Nach Abgabe derselben steigen die Hinterstränge weiter auf (und ab).

Obschon die Auseinanderdrängung der Hinterhörner durch die dorsomedialen Hinterstrangfasern zwar im Zervikalmark stärker ist als im Dorsal- und Lumbalmark, dürfen wir daraus nicht schließen, daß die Hinterwurzelfasern selber sich bereits bedeutend im vordern Abschnitt des Rückenmarkes akkumulieren, weil im Zervikalmark des Frosches viele sensible Trigeminus-, Vestibularis- und Vagusfasern dazu kommen.

Wirkliche Hinterstrangkerne sind hier denn auch nicht nachgewiesen (ebenso wenig wie eine mediale Schleife zum Thalamus), und die aus dem Rückenmarke und namentlich aus dem obern Zervikalmark aufsteigende sekundäre sensible Leitung besteht noch überwiegend aus gekreuzten *spino-bulbären* und *spino-mesenzephalen* (EDINGER'schen) Fasern des primitiven Berührungssinnes, des Temperatur- und Schmerzsinnes (vitale Sensibilität), was mit der Tatsache übereinstimmt, daß auch in der Peripherie des Körpers fast nur unkomplizierte sensible Rezeptoren vorhanden sind, wie bei Fischen.

Wie bei Haien und Knochenfischen kommen auch hier *spino-zerebellare Bahnen* vor (namentlich im Zervikalmark), welche ungekreuzt entstehen. Das System ist indessen nur klein.

Die übrigen, kurzen sekundären Bahnen sind bei den Amphibien annähernd wie bei den Fischen.

Die zum Rückenmark absteigenden Bahnen sind vermehrt durch Wurzelfasern der V, VIII und X (s. o.), sodaß die Funktionen des Rückenmarkes beim Frosch stark beherrscht werden von Kopfnerven, namentlich vom Trigeminus, der bis zum Lumbalmark absteigt.

Reptilien.

Bei den *Reptilien* zeigen sich Veränderungen, welche als Vorstufe der Organisation des Säugermarkes betrachtet werden können.

Von demjenigen des Frosches unterscheidet sich das Rückenmark dieser Tiere dadurch, daß es sich durch den ganzen Vertebralkanal erstreckt und nicht in ein atrophisches Filum terminale endet, was mit der Persistenz der metameren Schwanzmuskulatur zusammen hängt. Sonst zeigen die einzelnen Ordnungen dieser Klasse große Verschiedenheiten.

Makroskopisch kann man drei Rückenmarkstypen unterscheiden: 1. denjenigen der Eidechsen und Krokodilier, welche beide Rumpf- und Gliedmaßenmuskulatur besitzen; 2. denjenigen der Schlangen, wo nur Rumpfmuskulatur vorhanden ist; 3. denjenigen der Schildkröten, wo keine thorakale Rumpfmuskulatur, aber wohl Hals-, Schwanz- und Gliedmaßenmuskulatur vorkommt.

Die erste Gruppe zeigt ein überall gut entwickeltes Mark mit Zervikal- und Lumbalanschwellungen, die zweite weist keine Lumbal- und Zervikalanschwellungen auf, und bei der dritten ist das Rückenmark in der Thorakalregion auffallend dünn.

Die *Vorderhörner* — in den Anschwellungen mit motorischen Zellen für die Extremitätenmuskeln beträchtlich vermehrt — enthalten außer motorischen Vorderwurzelzellen auch Hinterwurzelzellen, sog. LENHOSSEK-'schen *Zellen*, welche, in dieser Größe und Lage, zuerst bei den Reptilien auftreten. Es handelt sich dabei um viszerale, wahrscheinlich sympathische Zellen, die sich durch ihre besondere Größe von den üblichen Sympathikuszellen unterscheiden und namentlich (nur?) im Zervikalmark vorkommen [1]).

Das *marginale Dendritennetz* ist bei ausgewachsenen Reptilien sehr verkleinert, vielleicht treten an ihrer Stelle die sog. *Randkerne (Nuclei marginales)* auf, welche (am deutlichsten bei den Krokodiliern) am lateralen Rande des Rückenmarkes liegen, wo der marginale Dendritenplexus bei niederen Tieren am längsten erhalten bleibt. Sie können sympathischer Natur sein (verlagerte LENHOSSEK'sche oder sekundäre sympathische Zellen?) oder — was wahrscheinlicher ist — Bogenfaserzellen.

Was die *Hinterwurzeln* dieser Tiere anbelangt, kommen nur im larvalen Zustande noch intramedulläre Ganglienzellen vor. Diese verschwinden aber bald.

Die zentralen Ausläufer der definitiven, extramedullären, Ganglienzellen zeigen verschiedene Verhältnisse, je nach der Tierklasse.

Bei den *Eidechsen* ist ihr Verhalten demjenigen der Amphibien ähnlich, indem die Hinterwurzelfasern dort größtenteils in den Hintersträngen, teilweise in der Zona marginalis der Hinterhörner verlaufen. Dabei gibt das größere, mediale Hinterstrangbündel die sensitivo-motorischen Kollateralen zu den Vorderhörnern ab.

Bei *Schildkröten* und *Schlangen* finden wir ein Verhalten, welches an die Teleostier erinnert, weil viele Hinterwurzelfasern hier in dem hinteren Abschnitt der *Seitenstränge* verlaufen. Dieses Bündel ist keine Abspaltung oder Vergrößerung des marginalen Bündels, sondern vielmehr ein verlagerter Abschnitt des medialen Hinterstrangbündels, weil es, wie dieses, die sensitivo-motorischen Kollateralen zu den Vorderhornzellen abgibt.

Die Zahl der aufsteigenden Hinterwurzelfasern ist bei allen Reptilien erheblich vermehrt im Vergleich zu den Amphibien.

Auch treten zuerst *Hinterstrangkerne* auf, wovon, sei es auch sehr wenige, *mediale Schleifenfasern* zum Zwischenhirn ziehen.

Da wir aus dem Verhalten bei den Säugern wissen, daß die mediale Schleife, die feineren — *gnostischen* — Empfindungen des Körpers zum

[1] BECCARI ist geneigt, ihnen eine Rolle bei der zervikalen Vergrößerung des N. accessorius beizumessen, eine interessante Auffassung, die Berücksichtigung verdient, aber bis jetzt unbewiesen ist.

Thalamus führt, können wir hieraus schliessen, daß neben der primitiven *vitalen* spino-mesenzephalen Projektion hier (zum ersten Male in der Phylogenese) eine Projektion höherer Sensibilitätsqualitäten vorkommt (stereognostischer Sinn: s. u.). Diese zentrale Veränderung läuft parallel zu der Entwicklung von zusammengesetzten sensiblen Endorganen (*Pacinische* Körperchen u. A), in der Peripherie, wovon wir annehmen dürfen, nach Analogie von dem, was wir davon bei den Säugern wissen, daß sie eine höhere (*gnostische* oder *epikritische*) Sensibilität (s. u.) führen.

Diese steht ihrerseits wieder im Zusammenhang mit dem Landleben, wobei an den Haut- und Gelenksinn höhere Ansprüche gestellt werden.

Bezüglich der sonstigen, sekundären Fasern des Rückenmarkes dieser Tiere, der gekreuzten vitalen Sensibilitätsbahn und des homolateralen spinozerebellaren Systemes, liegt wahrscheinlich kein prinzipieller Unterschied mit dem Frosche vor, nur sind sie größer, namentlich das zerebellare System.

Die frontale Beeinflussung des Rückenmarkes, findet nicht (wie beim Frosch) durch soviele absteigende Wurzelfasern statt, vielmehr durch sekundäre und tertiäre Bahnen aus Mittelhirn und Oblongata. Ein direkter Einfluß vom Vorderhirn liegt hier noch nicht vor.

Vögel.

Das *Rückenmark der Vögel* unterscheidet sich makroskopisch von demjenigen der Reptilien durch die große Länge des Zervikalmarkes und durch den Besitz eines Sinus lumbo-sacralis, einem mit halb-flussig-transparantem gliösem Gewebe ausgefüllten Raum, zwischen den Hintersträngen des Lumbo-sakralmarks, welche offenbar durch die seitliche Verlagerung der Hinterhörner (infolge der starken Hinterwurzelfaserzufuhr in diesem Gebiet?) entstanden ist (s. Kap. III: die Bildung des vierten Ventrikels).

Zervikal- und Lumbalanschwellungen fehlen nie. Bei den Laufvögeln ist die Lumbo-sakralanschwellung die größere, bei exquisiten Fliegern die Zervikalanschwellung.

Die Vorderwurzeln sind etwas dicker als die Hinterwurzeln, und die Vorderhörner umfangreicher als die Hinterhörner, namentlich bei den Laufvögeln.

In den Vorderhörnern lassen sich deutlich mediale und laterale Zellgruppierungen unterscheiden, erstere für die Stammuskulatur, letztere für die Extremitäten. Beim Strauß sind letztere namentlich in der Intumescentia lumbalis sehr vermehrt, bei den andern Vögeln in der Zervikalanschwellung, weil von da aus der Hauptmuskel der Flügel (M. pectoralis major) innerviert wird.

Ein marginaler Dendritenplexus kommt nur noch vor bei Embryonen. Wie beim Krokodil findet man auch hier bei ausgewachsenen Tieren an dem antero-lateralen Randabschnitt die *Nuclei marginales* stark hervortreten, namentlich im Lumbalmark und im Zervikalmark.

Ontogenetisch lassen diese sich von Vorderhornzellen ableiten; sie sind vielleicht durch eine periphere Verlagerung solcher Elemente entstanden, deren Dendriten in den antero-lateralen Abschnitt des marginalen Dendritenplexus von Embryonen hineinziehen.

Ihre Funktion ist auch hier nicht bekannt, ebensowenig wie bei den Reptilien. Nur wissen wir auch hier, daß ihre Achsenzylinder nicht mit den Vorderwurzeln austreten, sondern teilweise Bogenfasern bilden.

Wie bei den Eidechsen und Amphibien verlaufen alle zentralen Ausläufer der Spinal-Ganglienzellen in den Hintersträngen, und in der Zona marginalis (nicht in den Seitensträngen).

Doch sind die *Hinterstränge* der Vögel im Vergleich zu der übrigen weißen Substanz und auch *im Vergleich zu der grauen Substanz* bedeutend kleiner als bei den genannten Reptilien.

Dieser geringe Umfang der Hinterstränge ist teilwiese eine Folge der geringeren Entwicklung der Hinterwurzeln dieser Tiere, deren Hautsensibilität, infolge der Federbekleidung, nicht so groß ist als bei manchen Reptilien. Teilweise dürfte eine geringere Länge der aufsteigenden Dichotomie als Ursache davon zu betrachten sein, weil dadurch keine erhebliche Akkumulation stattfindet.

Auch sind die Hinterstrangkerne bei diesen Tieren nicht grosz, ebenso wie die daraus entstehende mediale Schleife.

Die endogenen Neuronen sind bedeutend zahlreicher als bei den Reptilien, namentlich die kürzeren intersegmentalen Neuronen.

Weiter frontalwärts aufsteigende Axonen von Bogenfasern bilden im antero-lateralen Areal des Markes die Edinger'sche Bahn der primitiven vitalen Sensibilitätsleitung (Tr. spino-bulbaris und spino-mesencephalicus), die hier sehr bedeutend entwickelt ist.

Auch die homolateralen aufsteigenden Seitenstrangfasern sind stark vermehrt und bilden einen bedeutenden *Tr. spino-cerebellaris,* der bei den Vögeln zuerst aus der ganzen Länge des Markes, vom untern Lumbalmark an, entsteht, und die ganze seitliche Peripherie des Markes einnimmt.

Er wird von *absteigenden zerebello-spinalen Fasern* begleitet, welche tief herunter ins Rückenmark reichen.

Sonstige absteigende Bahnen empfängt das Rückenmark aus den Vestibulariskernen und aus dem Tectum opticum (Tr. tecto-spinalis).

Beide enden in den Vorder- und Vorderseitensträngen.

Rubro-spinale Fasern verlaufen wahrscheinlich in den Seitensträngen.

Das Rückenmark wird — außer von sehr vielen lokalen Reflexen — in viel höherm Maße als bei den Reptilien, Amphibien und Fischen durch absteigende Systeme aus den Gleichgewichtszentren der Oblongata, aus dem Kleinhirn und dem optischen Gebiete beherrscht, was bei der besondern Bewegungsart dieser Tiere nicht befremdend ist.

Absteigende Bahnen aus dem Vorderhirn sind hier aber noch nicht nachgewiesen.

Säuger.

Das *Rückenmark der Säuger* unterscheidet sich von demjenigen der Reptilien und Vögel zunächst dadurch, daß es fast bei keinem einzigen Vertreter den Vertebralkanal der Länge nach ausfüllt, sodaß meistens eine große *Inkongruenz zwischen Rückenmark und Wirbelsäule besteht.*

Diese Inkongruenz findet sich nicht nur im sakralen Abschnitt — obschon sie dort am größten ist — sondern auch in den übrigen Abschnitten des Markes, was daher kommt, daß die Wirbelsäule sich noch verlängert, wenn das Rückenmark bereits seine definitive Länge erreicht hat.

Infolgedessen liegt ein bestimmtes Rückenmarksegment immer höher als die entsprechenden Wirbel.

Daß dieses Verhalten kaudalwärts zunimmt, liegt teilweise an der Entwicklung des Beckengürtels, teilweise daran, daß bei den meisten Säugern der untere Abschnitt des Rückenmarkes verkümmert, weil die Schwanzmuskulatur gänzlich oder fast gänzlich atrophiert ist, und außerdem bei denjenigen Tieren, wo noch ein Schwanz vorhanden ist, dieser seinen metameren Charakter verloren hat und nur Muskeln gewisser Schwanzsegmente repräsentiert.

Beim Menschen liegt das untere Ende des Rückenmarkes (die untere Grenze des Conus terminalis) auf dem Niveau des zweiten Lendenwirbels.

Indessen ist diese Inkongruenz bei manchen Wirbeltieren größer und können sogar innerhalb einer selben Ordnung große Unterschiede vorkommen (Monotremen).

Auch transversal besteht bisweilen eine große Inkongruenz zwischen Rückenmark und Wirbelsäule, wie beim Dugong und beim Wal, wo der Hohlraum des Vertebralkanales den Rückenmarksquerschnitt (in der Zervikalregion) um das zwolffache übertreffen kann.

Von den zervikalen und lumbalen Anschwellungen fehlt letztere bei einigen Tieren ohne hintere Extremitäten: Dugong, Bartenwal. Bei Phocaena und Delphinus, wo sie doch anwesend ist, ist sie der erheblichen Entwicklung der Schwanzmuskulatur zuzuschreiben.

Bei allen andern Säugern sind beide Anschwellungen vorhanden.

Die Lumbo-sakrale Anschwellung kann die größte sein, wie beim Känguruh, wo die Muskulatur der hintern Extremitäten und des Schwanzes diejenige der vordern Extremitäten so sehr übertrifft.

Meistens ist aber die Zervikalanschwellung dicker, weil die aufsteigenden Bahnen sich oralwärts durch Akkumulation vermehren und die absteigenden Bahnen oral ebenfalls umfangreicher sind, weil sie sich kaudalwärts auflösen. Der große Umfang der Zervikalanschwellung ist also hauptsächlich durch die weiße Substanz bedingt, diejenige der Lumbalanschwellung durch die graue.

Die *Vorderwurzeln* sind bei den meisten Säugern faserärmer, obschon etwas dicker als die *Hinterwurzeln*. Nur bei dem Zetazeen sind sie faser-

reicher, infolge einer starken Atrophie der Hautsensibilität, welche ihrerseits wieder zusammenhängen dürfte mit dem Mangel eines Haarkleides bei diesen Tieren.

In den *Vorderwurzeln* kann man dicke und dünne Fasern unterscheiden.

Die dünnen Fasern sind sympathische Fasern, welche hier im Gegensatz zu den niedersten Vertebraten alle ventral austreten. Ihr Ursprung liegt größtenteils in der Basis des Hinterhornes und in den intermediären Zellen, welche namentlich im Thorakalmark als deutliche Processus intermedio-laterales hervorragen.

Die groben Fasern der quergestreiften Muskulatur entstehen alle ungekreuzt aus dem Vorderhorn, welches deutliche Zellgruppierungen aufweist, indem die Stammesmuskulatur in den ventro-medianen, durch das ganze Rückenmark sich vorfindenden Zellen vertreten ist, und die Muskulatur der Gliedmaßen in den latero-ventralen und latero-dorsalen Partien des Vorderhornes.

Für die Muskulatur der Gliedmaßen gilt dabei als Regel, daß die dem Rumpfe naheliegenden Muskeln (also diejenigen der Hüfte und der Schulter) von latero-ventralen, die von dem Rumpfe am meisten entfernten (sog. stelopedialen) Muskeln (also diejenigen der Finger und der Zehen) von latero-dorsalen Gruppen innerviert werden.

Beim Menschen, dessen Finger eine große Freiheit und Feinheit von Bewegungen zukommt, sind in Uebereinstimmung hiermit die lateralen Partien des untern Zervikalmarkes ganz besonders entwickelt, sogar im Vergleich zu den anthropoiden Affen.

Nach welchen Gesetzen diese Gruppierungen sich bilden, ist bis jetzt unbekannt. Wahrscheinlich spielen dabei Synergien, beruhend auf gemeinsamen, topographisch und funktionell verwandten Reizen (Neurobiotaxis) die größte Rolle, wie es auch für die in dieser Hinsicht leichter zu deutenden topographischen Unterschiede der Oblongatakerne nachgewiesen ist.

Die graue Substanz der *Hinterhörner* weist eine deutliche Verteilung in drei Abschnitte auf: die Zona marginalis posterior, die Substantia gelatinosa Rolando [1]) und den Körper des Hinterhornes.

Die *Zona marginalis* unterscheidet sich nicht wesentlich von derjenigen bei niederen Tieren.

Die *Substantia gelatinosa* Rolando erreicht aber bei den meisten Säugern eine Entwicklung, wie sie sonst bei den Vertebraten nie vorkommt. Dies scheint eine Folge der in Verbindung mit der Behaarung vermehrten Hautsensibilität zu sein. Dafür spricht auch die geringe Entwicklung dieser Substanz bei den Zetazeen, wo das Haarkleid fehlt und die Hinterwurzeln geringer entwickelt sind als bei den andern Säugern.

Sie liegt wie eine Kappe oder Rinde auf dem Kopf der Hinterhornes

[1]) Wohl zu unterscheiden von der Substantia gelatinosa centralis, die besser substantia gliosa centralis genannt wird.

ausgebreitet und kann sich mit der Substanz der andern Seite verbinden (Karnivoren, Affen) oder (Lumbo-Sakralmark der Ungulaten) sich sogar in Windungen legen.

Ihre marklose, gelatinöse Beschaffenheit entsteht durch den Reichtum an relativ kleinen, spindelförmigen Zellen, deren Dendriten sich fast ausschließlich innerhalb der Substantia Rolando selber ausdehnen.

Die Axonen dieser Zellen sind nicht lang und verlaufen in den unmittelbar angrenzenden Grundsträngen. Ihre Kollateralen enden, homolateral, in derselben Substanz auf andern Niveaus, wodurch die mehr örtliche Effektuierung der zu dieser Substanz geführten Reize hervortritt.

Im *Hinterhornkörper* sind verschiedene Abschnitte zu unterscheiden.

Deutlich differenziert, beim Menschen, ist die CLARKE'sche Säule oder STILLING'scher Kern, eine Ansammlung von großen, runden Zellen in dem medialen Abschnitt des Hornes, welche nur im Dorsal- und obern Lumbalmark vorkommt. Aus ihr entsteht ein Teil der spino-zerebellären Fasern. Bei den meisten Tieren (auch im Zervikal- und Lumbalmark des Menschen) sind die Ursprungszellen der spino-zerebellären Fasern nicht so markant, und sind sie ohne weiteres nicht zu unterscheiden von den andern Zellen des Hinterhornkörpers.

Die zentralen und lateralen Abschnitte des Hinterhornkörpers sind weniger differenziert. In ihnen liegen die Ursprungszellen der gleichseitigen Grundbündel.

Hierzu gehört auch das (phylogenetisch sehr alte) absteigende endogene Bündel der Hinterstranggrundbündel, beim Menschen als kornu-kommissurales Bündel oder ventrales Hinterstrangfeld bekannt.

Ursprungszellen von Bogenfasern kommen sowohl in dem Hinterhornkörper als im Vorderhorn vor.

Die Art, wie die *Hinterwurzeln* sich in bezug auf diese Abschnitte verteilen, ist so, daß das *laterale* feinfaserige Wurzelbündel sich bald in der Zona marginalis und in der Substantia gelatinosa verästelt und also mehr lokalen (wahrscheinlich vitalen) Reflexen dienen dürfte.

Das gröbere *mediale* Bündel sendet Kollateralen (ungekreuzt und gekreuzt) zu den Zellen des Hinterhornkörpers und des Vorderhornes (sensitivo-motorische Kollateralen) und steigt übrigens auf und ab.

Die sekundären Fasern der primitiven vitalen Sensibilität, welche aus dem Hinterhorn hervorgehen, kreuzen bereits im Rückenmark selber.

Sie enden, sofern sie nicht auf das Rückenmark beschränkt bleiben, teilweise in der Substantia reticularis des Bulbus, teilweise im Mittelhirn und hintern Abschnitt des Zwischenhirnes (*Tr. spino-bulbaris* et *spino-mesencephalis*.

Verstärkt von gekreuzten Fasern aus dem spinalen V-kern, bringen sie dort vitale Rückenmarksempfindungen in Korrelation mit vitalen, optischen und mit statischen Empfindungen (*vitales Korrelationszentrum*).

Die *spino-zerebellären Bahnen* entstehen fast ganz ungekreuzt. Diejenige aus den CLARKE'schen Zellen des Thorakal- und oberen Lumbalmarkes, sowie diejenige aus dem unteren Lumbalmark bilden die dorsale (FLECHSIG'sche) spino-zerebelläre Bahn, die aus der Hals- und obern Extremitätenregion des Markes bilden hauptsächlich die ventrale spino-zerebelläre (GOWERSche) Bahn.

Beide enden in der Vermis cerebelli, wovon nur ein kleiner Abschnitt davon freibleibt.

Als drittes aufsteigendes System des Rückenmarkes ist die HELWEG'sche Dreikantenbahn zu erwähnen, welche vielleicht in der Oliva inferior endet.

Ihre aufsteigende Natur wird indessen bestritten, und es ist möglich, daß die eigentlichen spino-olivären Fasern medial davon verlaufen, und daß die Dreikantenbahn selber eine absteigende oliväre Verbindung ist.

Die Hauptaxonen der Hinterwurzeln treten nicht in die Substanz des Hinterhornes ein, sondern senden kurze Ausläufer kaudalwärts in die Hinterstränge (ovales Feld, Kommabündel), während ihre Hauptausläufer darin einen aufsteigenden Verlauf nehmen und frontalwärts stark akkumulieren.

Je höher das Tier in der Mammalierreihe steht, desto erheblicher sind diese Hinterstränge was mit der Vermehrung des stereognostischen Sinnes zusammenhängt.

Es läßt sich nämlich (klinisch, beim Menschen) nachweisen, daß die aufsteigenden Hinterstrangfasern die räumlichen Empfindungen leiten, welche aus zwei Faktoren aufgebaut sind, dem superfiziellen Diskriminationssinn, (das Unterscheidungsvermögen zwischen einander nahe liegenden Reizpunkten) und dem tiefen Gelenk- und Muskelsinn, welcher dem Tier oder dem Menschen erlaubt, sich über den Stand seiner Gliedmaßen zu orientieren. Die fortgeschrittene Entwicklung dieser Sinne wird peripher von einer Vermehrung der zusammengesetzten Tastkörperchen in der Haut (namentlich der Meissnerschen Körperchen) und in den Gelenken und Muskeln resp. deren Bändern begleitet, zentral von einer Vermehrung der Hinterstränge, die sich außerdem viel weiter nach vorne ausdehnen und dadurch frontal akkumulieren.

Infolgedessen ist der Prozentsatz der Hinterstränge auf der gesamten weißen Substanz im Zervikalmark der Katze 22 %, beim Affen 26 % und beim Menschen 39 %.

In Übereinstimmung mit dieser stärkeren Entwicklung der Hinterstrangfasern ist die Vergrößerung der *Hinterstrangkerne.*

Man kann deren zwei unterscheiden: den medialen GOLL'schen Kern (Nucleus gracilis) der Lumbalfasern und untern Thorakalfasern und den lateralen BURDACH'schen Kern (Nucleus cuneatus) der obern Thorakal- und der Zervikalfasern.

Weshalb das Endigungsgebiet jener Fasern gerade in zwei verschiedene

Kerne getrennt ist, und weshalb die Trennung der Ursprungsgebiete ihrer Fasersysteme im unteren Dorsalmark liegt, ist vorläufig unbekannt. Da die Trennung bei den Tieren nicht so scharf ist als beim Menschen wäre es denkbar, daß die starke Emanzipation der oberen und unteren Extremitäten darauf einen Einfluß hat.

Der Entwicklungsgrad beider Kerne kann sehr verschieden sein; namentlich der mediale Kern weist sehr große Unterschiede in der Entwicklung auf. Bei den Zetazeen ist er sehr klein, auch weil die hintern Extremitäten fehlen. Bei einigen Tieren reicht er bogenförmig dorso-lateral über den BURDACHkern hinaus (Edentaten, Schimpanse).

Beide Kerne, namentlich aber der GOLL'sche, können bei starker Vergrößerung eine Lamellierung aufweisen, wie bei den Roll- und Greifschwanzaffen, infolge ihrer exquisit rezeptorischen Charakters.

In der Medianlinie zwischen den GOLL'schen Kernen kann ein unpaarer sog. BISCHOFFkern vorkommen, namentlich bei vielen (nicht allen) geschwänzten Tieren, aber auch wohl einmal bei solchen, deren Schwanz nicht stark entwickelt ist.

Die aus diesen Kernen hervorgehende *mediale Schleife* endet hauptsächlich in den ventralen Thalamuskernen, teilweise auch in den medialen, welche ihre Sensibilität dem Vorderhirnmantel übermitteln, der dadurch ein *Zentrum gnostischer* (epi-kritischer) *Gefühlsreize* wird.

Die *absteigenden Systeme*, welche das Rückenmark von frontaleren Abschnitten aus beeinflussen, sind bei den Säugern viel zahlreicher als bei den niedern Tieren.

Außerhalb der *vestibulo-spinalen* Fasern zu dem zentralen Längsbündel und zum Vorder- und Seitenstrang sind hier im Halsmark und Thorakalmark sekundäre Neuronen aus den *Atmungszentren* der Oblongata und der ihr nahe liegenden retikulären Substanz nachgewiesen.

Zerebello-spinale und *tecto-spinale* Fasern erreichen außerdem das obere Halsmark.

Die *rubro-spinale* Bahn, im medialen Abschnitt der Seitenstränge, ist bei manchen Säugern sehr groß und steigt weit kaudalwärts ab.

Während wir in diesen absteigenden Systemen alte Bekannte sehen dürfen, die hier teilweise bloß vergrößert sind, ist die direkte Beeinflussung des Rückenmarkes durch den Vorderhirnmantel mittels der *kortiko-spinalen* Bahnen: der sog. Pyramiden-Seitenstrang und Pyramiden-Vorderstrang ein Neugewinn der Säuger.

Die sog. *Seitenstrangpyramide* kreuzt an der Übergangsstelle zwischen Oblongata und Rückenmark. Ihr ursprünglicher Verlauf im Rückenmark ist im Hinterstrang, was beweist, daß ihr Auswachsen durch sensible, d. h. assoziative (neurobiotaktische) Verhältnisse bedingt wird. Eine überwiegende Hinterstranglage ist noch bei Monotremen, Marsupialiern, Ungulaten vorhanden und namentlich bei Rodentiern sehr ausgeprägt.

Erst bei Karnivoren und Primaten findet man eine exquisite Seitenstranglage als sekundären Zustand.

Doch enden die Fasern auch dort noch teilweise um die Zellen an der Basis des Hinterhornes und medianen Zellen.

Bei den niedersten Tieren, auch noch bei den Ungulaten, steigt das Bündel nur bis zum Zervikalmark ab.

Bei Rodentiern reicht es aber schon bis ins Lumbalmark, ebenso bei den Karnivoren und Primaten.

Der *Pyramiden-Vorderstrang*, viel kleiner als der Pyramiden-Seitenstrang, wurde bei einem Rodentier bis ins obere Lumbalmark verfolgt. Bei höheren Tieren ist er ebenfalls bis ins obere Lumbalmark nachweisbar.

Seine Fasern kreuzen auf verschiedenen Ebenen in der Commissura anterior des Rückenmarks und innervieren wahrscheinlich die Stammesmuskulaturzentren.

Gerade wie die progressive Vermehrung der Vorderhirnprojektion mittels der Schleife, ist auch die progressive Vergrößerung der Pyramidenbahnen bei den höhern Säugern evident. Beim Hund bilden sie etwa 10 %, beim Affen 20 %, beim Menschen etwa 30 % der gesamten weißen Substanz.

Dies beweist den stets größer werdenden Einfluß des Vorderhirnmantels auf die Bewegungen und ist als eine Folge der sich stets vermehrenden sensiblen Projektion der Rückenmarkszentren auf die Rinde zu betrachten.

Die Selbständigkeit der Rückenmarksfunktionen hat dadurch, namentlich beim Menschen, sehr eingebüßt, wie auch daraus hervorgeht, daß Läsionen der motorischen Rindenregion bei niedern Säugern keine oder nur kurzdauernde und geringe Motilitätsstörungen mit sich führen, während sie einen Menschen längere Zeit hilflos machen können.

LITTERATUR ZUM ZWEITEN KAPITEL.

Amphioxus.

Boeke. Ueber das Homologon des Infundibularorganes bei Amphioxus lanceolatus. An. Anz. Bnd. 21, 1902.

Boeke. On the infundibular region of the Brain of Amphioxus lanceolatus. Proc. of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1902.

Boeke. On the structure of the light perceptingcells etc. in Amphioxus lanceolatus. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetenschappen. Amsterdam, 1902.

Boeke. On the structure of the nervecells in the central nervous system of Branchiostoma lanceolatum. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Sept. 1907.

Boeke. Das Infundibularorgan im Gehirne von Amphioxus. An. Anzeiger, Bnd. 32, 1908.

Boeke. On the structure of the ganglioncells in the central nervous system of Branchiostoma lanceolatum. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1908.

Boeke. Neue Beobachtungen über das Infundibularorgan im Gehirne des Amphioxus und das homologe Organ des Kraniotengehirns. Anat. Anzeiger, Bnd. 44, 1913.

Delsman. Ist das Hirnbläschen des Amphioxus dem Gehirn der Kranioten homolog? An. Anz. Bnd. 44, 1913.

Delsman. Der Ursprung der Vertebraten. Mitteil. a. d. Zool. Station in Neapel. Bnd. 20, 1913.

Delsman. Short history of the head of vertebrate animals. Proceed. of the Kon. Akad. van Wetensch., Amsterdam, Dec. 1917.

Dogiel. Das peripherische Nervensystem von Amphioxus (Branchiostoma lanceolatum). Anat. Hefte 1902. (Heft 66).

Droogleever Fortuyn. On two nerves of vertebrates agreeing in structure with nerves of invertebrates. Proceed. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 1918.

Edinger. Einiges vom Gehirn des Amphioxus. An. Anzeiger, Bnd. 28, 1906.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Teil II, 1898.

Hatschek. Studien über die Entwicklung von Amphioxus. Arbeiten aus dem Zool. Institut der Universität Wien, 1881.

Hatschek. Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandlungen der Anat. Gesellsch. in Wien, 1892.

Hesse. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Tieren. IV Die Sehorgane von Amphioxus. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bnd. 63, 1898.

Heymans et van der Stricht. Sur le Système nerveux de l'Amphioxus et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. Académie des sciences de Belgique. Tome 56, 1898.

Johnston. Cranial and spinal ganglia and the viscero-motor roots in Amphioxus. Biological Bulletin. Vol. IX, N°. 2, Juli 1915.

Joseph. Ueber einige Zellstructuren im Zentralnervensystem von Amphioxus 1. Verhandl. der Anat. Ges. 1904.

Kupffer, v. Die Morphogenie des Zentralnervensystems. Handbuch der Entwicklungslehre v. Hertwig. 1903.

Kutchin. Studies on the peripheral nervous system of Amphioxus. Contributions from the Zoological Laboratory etc. Harvard College N°. 240, 1913.

Krause. Die Farbenempfindlichkeit von Amphioxus. Zoologischer Anzeiger, Bnd. 20, 1897.

Krause. Die Lichtempfindung des Amphioxus. Anat. Anz., Bnd. 17/18, 1898.
Langerhans. Zur Anatomie des Amphioxus. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 12, 1876.
Müller, Erik. Studien über Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat., Bnd. 55, 1899.
Parker. The sensory reactions of Amphioxus. Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. 43, N°. 16, 1908.
Retzius. Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Teil II, 1891.
Retzius. Die Methylenblaufärbung beim lebenden Amphioxus. Biolog. Untersuchungen. N. F. Bnd. VIII, 1898.
Rohde. Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus 1. Zoologische Beiträge, Bnd. 2, 1888.
Stendell. Die Hypophysis cerebri. Oppel's Handbuch der vergl. mikrosk. Anat. der Wirbeltiere; Fischer, Jena, 1914.
Stendell. Zur Histologie des Rückenmarkes von Amphioxus. Anat. Anzeiger, Bnd. 46, 1914.
Wolff. Bemerkungen zur Morphologie und zur Genese des Amphioxusrückenmarkes. Biologisches Zentralblatt, Bnd. 26, 1907.
Wijhe, van. Ueber den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Funktion des Canalis neurentericus. Zool. Anzeiger, 1884.
Wijhe, van. Die Kopfregion der Kranioten beim Amphioxus nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anz. Bnd. 1889.
Wijhe, van. Ueber Amphioxus. Anat. Anzeiger, Bnd. 8, 1893.
Wijhe, van. Over de hersenzenuwen der Cranioten bij Amphioxus. Verslagen der Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 1894.
Wijhe, van. Beiträge zur Anatomie der Kopfregion von Amphioxus lanceolatus. Petrus Camper, Deel 1, 1902.
Wijhe, van. Die Homologisierung des Mundes des Amphioxus und die primitive Leibesgliederung der Wirbeltiere. Petrus Camper, 1906.
Wijhe, van. On the metamorphosis of Amphioxus lanceolatus. Prod. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1913.
Wijhe, van. Studien über Amphioxus 1. Mund und Darmkanal während der Metamorphose. Verhandl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1914, Tweede Sectie, Deel 18.

Zyklostomen.

Allen. Studies on the spinal cord and medulla of cyclostomes etc. Journal of Comp. Neur. Vol. 26, 1916.
Ayers. Ventricular Fibres in the Brain of Myxinoids. Anat. Anz. Bnd. 32, 1908.
Beccari. Le cellule dorsali o posteriori dei ciclostomi. Monitore Zoologico Italiano Anno XX, No. XI, 1909.
Dendy. On a pair of ciliated grooves in the brain of the ammocoete etc. Proc. Royal. Soc. London. Vol. 69. 1902.
Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. 7the Auflage Teil II Vogel, Leipzig, 1908.
Foettinger. Recherches sur la structure de l'epiderme des Cyclostomes. Bulletin de l'Académie royale de Belgique 1876, 2e Serie, Tome 41.
Freud. Über den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark vom Ammocoetes (Petromyzon planeri). Sitzungsberichte der Kais. Akad. der Wiss. in Wien; Bnd. 75, 1877.
Freud. Über Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Sitzungsberichte der Kais. Akad. der Wiss. Wien, Bnd. 78, 1878.

Fusari. Contributo allo studio dei nervi cutanei e delle terminazioni nelle cute etc. dell' Ammocoetes branchialis. Arch. pelle Science mediche. 1906 v. 30.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Teil 1. Engelmann, Leipzig, 1898.

Johnston. The Nervous system of Vertebrates. Blakiston's Son & Co. Philadelphia, 1906.

Johnston. The Brain of Petromyzont. Journal of Comp. Neur. Vol. 12, 1902.

Kolmer. Zur Kenntnis des Rückenmarkes von Ammocoetes. Anat. Hefte; Bnd. 29, 1905.

Levi, G. I gangli cerebro-spinali. Arch. di Anatomia di Embriologia, 1908 Supl. Vol. VII (ein ausführliches Referat findet sich in die Folia Neurobiologica; Bnd. VI, 1912).

Marenghi. Alcune particolarità di struttura e di innervazione della Cute dell' Ammocoetes branchialis. Zeitschrift f. Wiss. Zool. 1913; Bnd. 75.

Nansen. The structure and combination of the histological Elements of the cranial nervous system. Bergen Museum Aarsberetnung 1885.

Nicholls. An experimental investigation on the function of Reissners fiber. Anat. Anz. Bnd. 40, 1912.

Nicholls. The structure and development of Reissners fiber and the subcommissural organ. Quart Journal of microsc. Science Vol. 58, 1912.

Parker, The relations of Smell. Taste and the common chemical sense in Vertebrates. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia; Vol. XV, 2 series, 1912.

Reissner. Beiträge zur Kenntnis vom Bau des Rückenmarks von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. Anat. und Phys. Jhrg. 1860.

Retzius. Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Myxine glutinosa. Biologische Untersuchungen; Bnd. 2, 1891.

Retzius. Die sensiblen Endigungen in der Haut von Petromyzon. Biologische Untersuchungen, Neue Folge; Bnd. 3, 1892.

Retzius. Das hintere Ende des Rückenmarks von Petromyzon. Verhandlungen Biol. Verein. Stockholm, 1892.

Sterzi. Il sistema nervoso centrale dei vertebrati. Vol. 1 Ciclostomi. Padova, Draghi, Editore, 1907.

Sterzi. Ricerche intorno all' Anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Atti del R. Istituto Veneto di scienze, lettere ed arti, 1900—1901.

Studnicka. Epidermoidale Sinneszellen bei jungen Ammocoeten (Proammocoeten) Anatomischer Anzeiger; Bnd. 44, No. 5, 1913.

Tretjakoff. Das Nervensystem von Ammocoetes 1. Rückenmark. Archiv. f. mikros. Anatomie; Bnd. 73, 1909.

Tretjakoff. Die zentralen Sinnesorgane bei Petromyzon. Archiv. f. mikroskop. Anatomie; Bnd. 83, 1913.

Plagiostomen.

Ariëns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian. Brain. Journal of Compar. Neurol. Vol. 16. 1906.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VI. The Migrations of the Motorrootcells of the Vagusgroup and the phylogenetic differentiation of the hypoglossus nucleus from the spino-occipital. System. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam, 1911. Siehe auch: Folia Neurobiol. Bnd. VI, Sommerergänzungsheft, 1912.

Banchi. Sulle vie di connesione del cerveletto. Archivio do Anatomia e di Embriologia. Vol. 2, 1903.

Beard. The history of a transient nervous apparatus in certain Ichtyopsida Zool. Jahrbucher. Bnd. 9. 1896.

Beard. The transient ganglioncells and their nerves in Raja batis. An. Anz. 1892.

Borchert. Zur Kenntnis des Centralnervensystems von Torpedo. 2te Mitteilung, Morphologisches Jahrbuch Bnd. 36, 1906.

Borchert. Zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Torpedo. 1ste Mitteilung, Neurobiologische Arbeiten, herausgegeben von O. Vogt. Fischer, Jena, 1903.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Sensibilitätsleitung etc. Folia Neurobiologica; Bnd. IX, 1915.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane II Teil, 7te Auflage, Vogel, Leipzig, 1908.

Gegenbaur. Vergl. Anat. der Wirbeltiere. Teil I, Leipzig, 1898.

Johnston. The nervous System of Vertebrates. Blakiston's Sons and Co., Philadelphia, 1906.

Kalberlah. Das Rückenmark der Plagiostomen. Zeitschr. für Naturwissenschaften. Bnd. 73, 1900.

Levi, G. I ganglii cerebro-spinali. Supplemento al vol. VII dell' Archivio di Anatomia di Embriologia, 1908.

Müller. Erik. Studien über Neuroglia. Arch. f. mikrosk. Anat. Bnd. 55, 1899.

Nicholls. Some experiments on the nature and function of Reissner's fiber. Journal of Comp. Neur. Vol. 27, 1917.

Retzius. Biologische Untersuchungen. Neue Folge; Bnd. V, 1893.

Retzius. Ueber den Bau des Rückenmarks der Selachier. Biol. Untersuchungen N. F. VII. 1895.

Rijnberk, v. Beobachtungen über die Pigmentation der Haut bei Scyllium catulus und Canicula und ihre zuordnung zu der segmentalen Hautinnervation dieser Tiere. Petrus Camper, Deel III, 1905.

Rijnberk, v. I disegni cutanei dei vertebrati in rapporto alle dottrina segmentale. Arch. di Fisiologia Vol. III, 1906.

Rijnberk, v. La dermatomérie de scyllium catulus. Fol. Neur. 1917.

Sargent. Reissner's fiber in the canalis centralis of vertebrates. Anat. Anz. Bnd. 17, 1900.

Schacherl. Zur Rückenmarksanatomie der Plagiostomen. Obersteiner's Arbeiten; Bnd. VIII.

Sterzi. Ricerche intorno all' anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Atti del R. istituto veneto di scienze, lettere ed arti, 1900—1901.

Sterzi. Il sistema nervoso centrale dei vertebrati, Selaci, Dragho, Padova, 1909 und 1912.

Stieda. Über den Bau des Rückenmarkes der Rochen und Haie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bnd. 23, 1873.

Studnicka. Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Zentralorgane. Anat. Hefte; Bnd. 15, 1900.

Wallenberg. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. An. Anz. Bnd. XXXI, 1907.

Ganoïden und Teleostier.

Arîns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian brain. Journal of Comparative Neurology; Vol. 16, 1906.

Arîns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VI. The migrations of the motorrootcells of the Vagusgroup and the phylogenetic differentiation

of the hypoglossus nucleus from the spino-occipital system. Psych. en Neur. Bladen Amsterdam, 1911. Siehe auch: Folia Neurobiologica, 1912, Bnd. VI, Sommerergänzungsheft.

Ballowitz. Das electrische Organ des afrikanischen Zitterwels (Malopterurus electricus Lacépède) Fischer, Jena, 1899.

Bilharz. Das electrische Organ des Zitterwelses, Leipzig, 1857.

Bolk. Ueber die segmentale Anordnung der Melanoblasten bei jungen Teleostiern. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. Berlin 1908.

Bolk. Beobachtungen über Entwicklung und Lagerung von Pigmentzellen bei Knochenfisch-embryonen. Archiv f. mikrosk. Anat. und Entw. gesch. Bnd. 75, 1910.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Sensibilitätsleitung etc. Folia Neurobiologica, Bnd. IX, 1915.

Dahlgren. The giant ganglioncells in the spinal cord of the order Heterosomata (Cope) (Anacanthini pleuronectiodei; Gunther) An. Anz. Bnd. 13, 1897.

Dahlgren. The giant cell apparatus. Journal of Comp. Neur. Vol. VIII, 1898.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. 2ter Teil, 7te Auflage, Vogel, Leipzig, 1908.

Fritsch. Das Gehirn und Rückenmark des Zitteraales, Gymnotes electricus. Archiv für Physiologie, 1881.

Fritsch. Über einige bemerkenswerte Elemente des Zentralnervensystems von Lophius piscatorius. Archiv f. Mikrosk. Anat. Bnd. 27, 1886.

Fritsch. Die Electrischen Fische 1: Malapterurus. 1887.

Fritsch. Weitere Beiträge zur Kenntnis der schwach electrischen Fische. Berichte der Berliner Akademie, 1891.

Gehuchten, van. La moëlle épinière de la truite. La Cellule, Tome XI, 1895.

Haller. Über das Zentralnervensystem und insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morphologische Jahrbücher; Bnd. 17, 1891.

Haller. Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morphologisch Jahrbücher, Bnd. 23, 1896.

Herrick. The tactile centers in the spinal cord and Brain of the Sea-robin, Prionotus carolinus. Journal of Comp, Neur. Vol. XVII, 1907.

Herrick. The cranial and first spinal nerves of Menidia. Journ. of Comp. Neurol. Vol. 9, 1899.

Herrick. An introduction to Neurology 2d Edition, Saunders C°, Philadelphia, 1918.

Herrick. The central gustatory paths in the brains of bony fishes. Journ. of Comp. Neur. Vol. 15, 1905.

Herrick. On the centers for taste and touch in the Medulla Oblongata of fishes Journ. of Comp. Neur. Vol. 16, 1906.

Holmgren. Ueber die sogenanten intracellulären Fäden der Nervenzellen von Lophius piscatorius. Anat. Anzeiger, Bnd. 23, 1903.

Horst, van der. Die motorischen Kerne und Bahnen in dem Gehirn der Fische. Ihr taxonomischer Wert und neurobiotaktische Bedeutung. Tijdschrift der Ned. Dierkundige Vereeniging, 1918.

Johnston. The giant ganglioncells in Catostomus and Coregonus. Journal of Comp. Neur. Vol. X, 1900.

Johnston. The Brain of Acipenser. Fisher, Jena, 1902.

Johnston. The nervous system of vertebrates. P. Blakinston's Sons & Co., Philadelphia, 1906.

Kolster. Untersuchungen über das zentrale Nervensystem 1. Über das Rückenmark der Teleostier. Berlin, 1898.

Kölliker. Handbuch der Gewebelehre. Bnd. 2, Leipzig, 1896.

Levi, G. I gangli cerebro-spinali, Suplemento al Vol. VII. dell' Archivio italiano

di anatomia e di Embriologia, 1908 (ein ausführliches Referat findet sich in den Folia Neurobiologica, Bnd. VI, 1912).

Marenghi. La Neuroglia nei pesci Teleostei. Referat in Folia Neurobiologica, Bnd. I, 1908.

Martin. La moëlle épinière du poulet et de la truite. La Cellule Tome XI. 1895.

Mauthner. Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks der Fische. Sitzber. der Wiener Akad. der Wiss. Bnd. 34, 1859.

Müller, Erik. Studien über Neuroglia. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bnd. 55, 1899.

Retzius. Die nervösen Elemente im Rückenmark der Knochenfische. Biol. Untersuch. N. F. Bnd. 5, 1893.

Retzius. Studien über Ependym und Glia. Biologische Untersuchungen N. F. Bnd. V, 1893.

Rijnberk, v. Sulla metameria nel sistema nervoso simpatico. l'Innervazione pigmentomotrice Archivio di Fisiologia, Vol. III, 1906.

Rijnberk, v. Ueber den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel bei Tieren (sog. chromatische Hautfunction). Ergebnisse der Physiol. (Asher und Spiro). Jahrg. V, 1906.

Sargent. The giant ganglioncells in the spinal cord of Ctenolabrus adspersus. Journal of Comp. Neur. Vol. VIII, 1898.

Sargent. The giant ganglioncells in the spinal cord of Ctenolabrus coerulens. Stoier. Anat. Anzeiger, Bnd. 15, 1898.

Schreiner. Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion bei Amia und Lepidosteus. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bnd. 72, 1902.

Sterzi. Ricerche intorno all' anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Atti del R. istituto veneto di scienze, lettere ed arti, 1900—1901.

Studnicka. Ueber die pericelluläre und endocelloläre Blutcapillairen der Riesenzellen von Lophius piscatorius. K. K. Gesellschaft der Wissenschaften. Math. Naturw. Classe; Sitzungsberichte, 1903.

Tagliani. Ueber die Riesenzellen im Rückenmark von Solea impar. Anat. Anzeiger, Bnd. 15, 1898.

Amphibiën.

Ariëns Kappers und Hammer. Das Zentralnervensystem von Rana mugiens (cates byana). Psychiatrische en Neurolog. Bladen, Amsterdam, 1918.

Birge. Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark des Frosches. Arch. f. Anat. und Phys. Abt. 1882.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Sensibilitätsleitung etc. Folia Neurobiologica, Bnd. IX, 1915.

Burckhardt. Untersuchungen im Rückenmark der Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 34, 1898.

Coghill. The development of the swimming movement in Amphibian embryos. Anatomical Record; Vol. 11, 1908.

Coghill. The reaction to tactile stimuli and the development of the swimming movement in embryos of diemyctilus torosus. Eschscholtz. Journal of Comp. Neur. Vol. 19, 1909.

Coghill. The primary ventral roots and somatic motor columm of Amblystoma. Journal of Comp. Neur. Vol. 23, 1913.

Coghill. The correlation of structural development and function in the growth of the vertebrate nervous system. Science. Vol. 37, 1913.

Coghill. Correlated anatomical and physiological studies of the nervous system of Amphibia. The afferent system of the trunk of Amblystoma. Journal of Comp. Neur. Vol. 24, 1914.

Eckhard. Ueber Reflexbewegungen der vier letzten Nervenpaare des Frosches. Zeitschrift f. rationelle Medizin; Bnd. VII, 1849.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane; 2ter Teil, 7te Auflage. Vogel, Leipzig, 1908.

Gad. Einiges über Centren- und Leitungsbahnen im Rückenmark des Frosches. Würzburg, 1884.

Gaupp. Anatomie der Frosches. Teil II, Zweite Auflage, 1899.

Gegenbaur. Vergleichende Anat. der Wirbeltiere. Engelmann, Leipzig, 1898.

Gehuchten, van. La moelle épinière des larves des Batraciens (Salamandra maculosa) Archives de Biologie, Tome XV, 1897.

Hardesty. The number and arrangement of the fibers forming the spinal nerves in the frog. Journ. of Comp. Neur. Vol. IX und X, 1899 und 1900.

Herrick. The medulla oblongata of larval Amblystoma. Journal of Comp. Neur. Vol. 24, 1914.

Herrick and Coghill. The development of reflex mechanism in Amblystoma. Journal of Comp. Neur. Vol. 25, 1915.

Köppen. Zur Anatomie des Froschgehirns. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.

Horton Smith. On efferent fibres in the posterior roots of the frog. Journal of Physiology; Vol. 1897.

Levi, G. I gangli cerebro-spinali. Supplemento al Vol. VII dell' Archivio di Anatomia e di Embriologia 1908. Ein ausführliches Referat findet sich in die Folia Neurobiol. Bnd. VI, 1912.

Sandmeyer. Sekundäre Degeneration nach Exstirpation motorischer Centren. Zeitschr. f. Biol. Bnd. 28, 1901.

Sano. Beiträge zur Kenntnis der motorischen Kerne im Rückenmark der Wirbeltiere. Verhandl. der Anat. Gesellschaft in Genf. August 1905.

Sclavunos. Beiträge zum feineren Bau des Rückenmarks der Amphibien. Festschrift für Kölliker, 1892.

Sherrington. Experiments in examination of the peripheral distribution of the fibers of the posterior roots of some spinal nerves. Transactions of the Roy. Soc. Vol. 184, B. 1894.

Smallwood. A short spinal cord in the Toad. Anat. Record; Vol. 10, 1915—1916.

Steinach. Ueber die motorische Innervation des Darmtractes durch die hinteren Spinalnervenwurzel. Lotos Cd. XIV, 1893.

Steinach. Ueber die viszero-motorischen Funktionen der Hinterwurzeln und über die tonische Hemmungswirkung der Medulla oblongata auf den Darm des Frosches. Archiv für Physiologie, 1898.

Sterzi. Ricerche interno all' anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Atti del R. istituto veneto di scienze, lettere ed arti, 1900—1901.

Türkheim. Über das Rückenmark von Cryptobranchos japonicus. Inaugural Dissertation, Wien, 1902.

Wallenberg. Die kaudale Endigung der bulbo-spinalen Wurzeln des V, VIII und X beim Frosche. Anat. Anz. Bnd. XXX, 1907.

Reptilien.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VI. The migration of the motor rootcells of the vagusgroupe and the phylogenetic differenciation of the hypoglossus nucleus from the spino-occipital System. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam 1911. Siehe auch Folia Neurob. Bnd. VI Sommererganzheft, 1912.

Banchi. La minuta struttura della midolla spinale dei Cheloni (Emys Eur.) Archivio di Anatomia e di Embryologia; Vol. 2, 1903.

Beccari. Sulla spettanza delle fibre del Lenhossek etc. Arch. XX di Anat. e di Embriologia; Vol. XI, 1912—1913.

Beccari. Il IX, X, XI e XII pajo di nervi cranici e i nervi cervicali nogli embrioni di Lacerta muralis. Arch. d. Anat. e di Embriol. Vol. XIII 1914.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Sensibilitätsleitung im Rückenmark und in der Medulla Oblongata. Folia Neurobiologica. Bnd. IX, 1915.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane 2ter Teil, 7te Auflage, Vogel, Leipzig, 1908.

Gaskell. Proceedings of the Physiological Society. 1885.

Gaskell. The cranial nerves. Journal of Physiology; Vol. X, 1888.

Gegenbaur. Vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Teil 1, 1898, Leipzig.

Gehuchten, van. Contribution à l'étude de la moelle épinière chez les vertébrés (Tropidonotus natrix). La Cellule, Tome XII, 1896.

Giulliani. Sulla struttura della midolla spinale della Lacerta viridus. Ricerche fatte nel laborotorio di Anatomia normale della R. Universita di Roma etc. Vol. 11, 1893.

Grimm. Beiträge zur Kenntnis des Rückenmarkes von Vipera berus. Archiv. f. Anat. und Physiologie, 1864.

Kölliker. Die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. Wiss. Zoöl. Bnd. 72, 1902.

Lange, de. Das Hinterhirn, das Nachhirn und das Rückenmark der Reptilien, Folia Neurobiologica; Bnd. X, 1916.

Levi, G. I ganglii cerebro-spinali. Supplemento al vol. VII dell' Archivio di Anatomia e di Embriologie. 1908 (für Referat siehe Folia Neurobiologica; Bnd. VI, 1912.

Ramon y Cajal. La medulla espinal de los reptiles. Barcelona, 1891.

Ramon y Cajal. Textura del sistema nervioso del hombre y di los vertebrados. Madrid, Tomo 1, 1899.

Retzius. Die embryonale Entwicklung der Rückenmarkselemente bei den Ophidiern. Biologische Untersuchungen; N. F. VI, 1894.

Retzius. Weiteres über die embryonale Entwicklung der Rückenmarkselemente bei den Ophidiern, Ibidum; Bnd. VIII, 1898.

Retzius. Zur Kenntnis der Entwicklung des Rückenmarkes von Anguis fragilis; Bnd. VIII, 1898.

Schaffer. Vergleichende anatomische Untersuchungen über das Rückenmark. Archiv f. mikr. Anat. Bnd. 38, 1891.

Shimada. Über die Segmentierung des eigentlichen Rückenmarksbandes und die Hoffmann'schen Kerne (Kölliker) des Rückenmarks von einigen Schlangen. Anat. Anzeiger; Bnd. 41, 1917.

Stefanelli. Nuova contributo alla conoscenza delle espansioni sensitivi dei Rettili e considerazioni sulla tessitura del sistema nervoso periferico. Internationale Monatschr. für Anatomie u. Phys. 1916.

Sterzi. Ricerche intorno all' anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meninge. Atti del R. istituto veneto di scienze, lettere ed arti, 1900—1901.

Trigt, v. La dermatomérie du Lézard. Archives Neerlandaises de Physiologie; Tome 11, 1917.

Zeehandelaar. De Onto- en Phylogenese der Achterstrengkernen. Dissertatie, Amsterdam, 1919.

Vögel.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VI. The migrations of the motorroot cells of the vagus groupe and the phylogenetic differentiation

of the XII nucleus from the spino-occipital System. Psych. en Neur. Bladen, 1911. Siehe auch: Folia Neurobiol. Bnd. VI. Sommerergänz-Heft, 1912.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Segmentalanatomie und der Sensibilitätsleitung im Rückenmark und in der Medulla oblongata; Bnd. IX, 1915.

Deelman. The segmentation of the Skin in pigeons. Proceeds of the Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 1919.

Duval. Recherches sur le sinus rhomboïdal des Oiseaux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, 1877.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. Teil 2, 7te Auflage, Vogel, Leipzig, 1908.

Frenkel. Die Kleinhirnbahnen der Taube. Extrait du Bulletin de l'Academie des Sciences de Cracovie. Juin, 1909.

Friedländer. Untersuchungen über das Rückenmark und das Kleinhirn der Vögel. Neurol. Centralblatt, 1898, p. 351 und 387.

Gehuchten, van. Les élements nerveux moteurs des racines posterieures. An. Anz. Bnd. VIII, 1893.

Imhof. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Lumbalmarkes bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch.; Bnd. 65, 1905.

Ingvar. Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. Folia Neuro-biolog. Bnd. XI, 1919.

Kölliker. Über einen noch unbekannten Nervenzellenkern im Rückenmark der Vögel. Akademischer Anzeiger (Wien) No. XV, 1901.

Kölliker. Weitere Beobachtungen über die Hofmannschen Kerne am Mark der Vögel. Anat. Anzeiger; Bnd. 21, 1902.

Kölliker. Ueber die oberflächlichen Nervenkerne im Marke der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. Wissensch. Zoologie; Bnd. 72, 1902.

Lachi. Alcune particolaritá anatomiche del ringofiamento sacrale nella midolla degli uccelli. Memorie delle Societá toscana di Scienze Naturali. Vol. X, 1889, Pisa.

Lenhossek, von. Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden, 1894.

Levi, G. I ganglii cerebro-spinali. Supplemento al vol. VII del Archivio di Anatomia e di Embriologia 1908 (ein ausführliches Referat findet sich in die Folia Neurobiologica; Bnd. VI, 1912.)

Martin. La moelle épinière chez le poulet et chez la truite. La Cellule, Tome XI, 1895.

Ramon y Cajal. A quelle époque apparaissent les expansions des Cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet. An. Anz. Bnd. V, 1890.

Ramon y Cajal. Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonaire An. Anz. Bnd. V, 1890.

Ramon y Cajal. Textura del sistema nerviosa del hombre y de los vertebrados. Tome 1, Madrid, 1898.

Retzius. Zur Kenntnis der oberflächlichen ventralen Nervenzellen im Lendenmark der Vögel. Biol. Forch. 1912. N. F. Bnd. X.

Sandmeyer. Secundäre Degeneration nach Exstirpation motorischer Centra. Zeitschr, f. Biologie; Bnd. 28, 1901.

Sano. Expériences de localisation chez la grenouille, le pigeon, la poule etc. Annexe au Rapport presenté an XIV. Congrès des Medicins alienistes. Pau, 1914.

Shimazono. Das Kleinhirn der Vögel. Arch. f. mikroskopische Anatomie; Bnd. 80, Abteilung 1, 1912.

Singer. Untersuchungen über das Gehirn der Taube. Sitzungsberichte der Kais. Akad. der Wiss. in Wien; Bnd. 84.

Sparvoli. Sull' innervazione segmentale della cute negli uccelli. Archivio di Anat. e di Embriol. Vol. VI, 1907.

Sterzi. Ricerche intorno all' anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Atti del R. istituto veneto di scienze, lettere ed arti, 1900—1901.

Stieda. Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie; Bnd. 19.

Streeter. The structure of the spinal cord of the Ostrich. American Journal of Anatomy, Vol. 3, 1903.

Zeehandelaar. De Onto- en Phylogenese der Achterstrengkernen. Dissertatie, Amsterdam, 1919.

Säugetiere.

Agduhr. Anatomische, statistische und experimentelle Untersuchungen über den N. medianus und N. ulnaris, besonders deren motorisches Innervationsgebiet u. s. w. Anat. Hefte; Bnd. 52, 1915.

Agduhr. Morphologischer Beweis der doppelten (plurisegmentalen) motorischen Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern bei den Säugetieren. Vorläufige Mitteilung. Anatomischer Anzeiger; Bnd. 49, 1916.

Argutinsky. Über eine regelmäßige Gliederung in der grauen Substanz des Rückenmarks. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 48.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. Die Selektivität der Zellenwanderung. Die Bedeutung synchronischer Reize. Verlauf und Endigung der zentralen sogenannten motorischen Bahnen. Folia Neur. Bnd. 1, 1908.

Ariëns Kappers. Über die Tendenz innerer Hirnteile, sich durch oberflächliche Vermehrung statt Volumenzunahme zu vergrößern. Folia Neurobiologica; Bnd. VIII, 1914.

Athanassio Benisty. Formes cliniques des lésions des nerfs. Paris, 1916.

Auerbach. Zur Anatomie der aufsteigend degenerierenden Systeme des Rückenmarks. Anat. A. Bnd. V, 1890.

Basler. Über die Beteiligung des Muskelsinne am absichtlichen Betasten. Pflügers Archiv; Bnd. 153, 1913.

Bernhardt. Allgemeine Pathologie der peripherischen Nerven. Nothnagel, Handbuch, 1902.

Biach. Das Rückenmark der Ungulaten. Obersteiners Arbeiten; Bnd. 16, 1908.

Bing. Zur Kenntnis der endogenen Rückenmarksfaserung. Arch. f. Psychiatrie. Bnd. 39.

Bing. Experimentelles zur Physiologie des Tractus spino-cerebellaris. Arch. f. Physiologie, 1906.

Binswanger und Moeli. Zur Frage der sekundären Degeneration. Neurolog. Zentralbl. 1833.

Bischof. Beitrag zur Anatomie des Igelgehirnes. Anat. Anz. Bnd. XVIII, 1900.

Blik. Experimentelle Beiträge zur Lösung der Frage über die spezifische Energie der Hautnerven. Zeitschrift f. Biologie; Bnd. 20, 1884, Bnd. 21, 1885.

Boer, de. Die quergestreiften Muskeln erhalten ihre tonische Innervation mittels der Verbindungsäste des Sympathicus (thorakales autonomes System). Folia Neurobiologica; Bnd. VII, 1913.

Boer, de. Ueber den Skelettmuskeltonus. 2te Mitteil. Die tonische Innervation der quergestreiften Muskeln bei Warmblütern. Folia Neurobiol, Bnd. VII, 1913.

Boer, de. Die Form der Rumpfdermatome. Psychiatrische en Neurologische Bladen. Amsterdam, 1918.

Bolk. Beziehungen zwischen Skelett, Muskulatur und Nerven der Extremitäten. Morphol. Jahrbuch; Bnd. 21, 1894.

Bolk. Rekonstruktion der Segmentierung der Gliedmaßenmuskulatur. Morphologisches Jahrbuch; Bnd. 22, 1895.

Bolk. Een en ander uit de segmentaal-anatomie van het menschelijk lichaam. Ned Tijdschr. voor Geneeskunde, 1897, Deel 11.

Bolk. Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Teil I und II Morphol. Jahrbuch; Bnd. 25 und 26, 1898.

Bolk. Die Segmentaldifferenzierung des menschlichen Rumpfes und seiner Extremitäten. Teil III und IV. Morphol. Jahrbuch; Bnd. 27 und 28, 1899.

Bolk. Ueber die Neuromerie des menschlichen Rückenmarkes. Anat. Anzeiger; Bnd. 28, 1906.

Bolk. De segmentale innervatie van romp en ledematen bij den mensch. Bohn, Haarlem, 1910.

Borchert. Experimentelle Untersuchungen an den Hintersträngen des Rückenmarkes. Archiv f. Anatomie und Physiologie (Physiol. Abteil.), 1902.

Brautigam. Vergleichend anat. Untersuchungen über den Conus medullaris. Obersteiner's Arbeiten; Bnd. 1, 1892.

Bregmann. Neue Untersuchungen zur Kenntnis der Pyramidenbahn. 1. Der Anteil der Pyramide am Rückenmarks-Querschnitt bei verschiedenen Tieren und seine Entwicklung beim Menschen. An. Anzeiger; Bnd. 48, 1915.

Broek, van den. Untersuchungen über den Bau des sympathischen Nervensystems der Säugetiere. 1 Teil. Der Halssympathicus. Morphologisches Jahrbuch; Bnd. 37, 1907.

Broek, van den. Untersuchungen über den Bau des sympathischen Nervensystems der Säugetiere. II. Der Rumpf und Beckensympathicus. Morphologisches Jahrbuch; Bnd. 38, 1908.

Brouwer. Die Bedeutung der Bulbärläsion bei Syringo-myelie für die sensiblen Ausfallerscheinungen. Monatschr. f. Psychiatrie und Neurologie; Bnd. 32, 1912.

Brouwer. Over Dermatomerie. Bijdrage tot de kennis der segmentaal-anatomie en der sensible geleiding bij den mensch. Ned. Tijdschr. voor Geneeskunde, 1914.

Brouwer. Über die Querläsion des Rückenmarks und über das Bastiaansche Gesetz. Psych. und Neur. Bl. Amsterdam, 1915.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Segmentalanatomie und der Sensibilitätsleitung im Rückenmark und in der Medulla oblongata. Folia Neurobiologica; Bnd. IX, 1915.

Brouwer en Blauwkuip. Über das Zentralnervensystem bei perniziöser Anaemie. Monatschrift f. Psychiatrie und Neur. Bnd. 38, 1915.

Brouwer. Klinische demonstratie over een verlamming van Brown Sequard. Ned. Tijdschr. v. Geneeskunde 2de helft, 1916.

Bruce. Distribution of the cells in the intermedio-lateral tract. Transact. Royal Soc. Edinburgh, 1906.

Bruce. Topographical Atlas of the spinal cord. Edinburgh, 1901.

Brücke. Neuere Anschauungen über den Muskeltonus. Deutsche Med. Wochenschr. N°. 5 en 6. 1918.

Burlet, de. Het aderlijk stelsel der Bradypodidae. Verhandelingen van het XIIIde Nederl. Natuur- en Geneeskundig Congres gehouden te Groningen, 1911.

Carpenter and Conel. A study of ganglioncells in the sympathetic nervous system, with special reference to intrinsic sensory neurones. Journal of Comparative Neurol. Vol. 24, No. 3, 1914.

Clarke. Researches on the intimate structure of the Brain. Phil. Transact. Vol. 158, 1869.

Claude et Chauvet. Sémiologie réelle des actions totales des nerfs mixters peripheriques, Paris, 1911.

Collier and Buzzard. Degenerations resulting from lesions of the posterior nerve-roots. Brain, 1904.

Collins. The cells of the cervical spinal cord. N. Y. medical Journal, 1894.

Cunes. Maladies des nerfs. Nouveau traité de Chirurgie de le Dentu et Delbet. Paris, 1911.

Cunningham. The spinal nervous system of the porpoise and dolphin. Journal of Anat. and Physiology; Bnd. 11, 1877.

Déjérine. Sémiologie des Affections de système nerveux, Paris, 1914.

Déjérine et Sottas. Sur la distribution des fibres endogènes dans le cordon posterieur de la moelle et sur la constitution du cordon de Goll. Comptes rendus de la Société de Biologie, 1895.

Déjérine et Thomas. Contribution à l'étude du trajet intra-medullaire des racines posterieures dans la region cervicale et dorsale Comptes rendus de la Société de Biologie, 1896.

Dendy and Nicholls. On the occurence of a mesocoelic recess in the human brain etc. with special reference to the distribution of Reissner's fiber and its possible function. Proc. of the Royal Society; Vol. Bnd. 82, 1910.

Dexler und Eger. Beiträge zur Anatomie des Säugerrückenmarks. Das Rückenmark von Halicore du jong. Morphologischen Jahrbuch. Bnd. 43, 1911.

Dana. The question of protopathic and epicritic sensibility and the distribution of the Trigeminusnerve (third branch). The journal of nervous and mental diseases. Vol. 33, 1906.

Donaldson. The growth of the brain. The contemparary Science series; London, 1895.

Donaldson and Davis. A description of Charts showing the areas of cross sections of the spinal cord. Journal of Comp. Neurol. Vol. XIII, 1903.

Dräsecke. Zur mikroskopischen Kenntnis der Pyramidenkreuzung der Chiropteren. An. Anz. Bnd. 23, 1903.

Dräsecke. Über einen bisher nicht beobachteten Kern (Hoffmann—Kölliker) bei Chiropteren. An. Anz. Bnd. 23, 1903.

Dräsecke. Zur Kenntnis des Rückenmarks und der Pyramidenbahn von Talpa europea. Monatschr. f. Psychiatrie und Neurologie; Bnd. XV, 1904.

Dufour. Sur le groupement des fibres endogènes de la moelle dans les cordons posterieurs. Arch. de Neurol. Vol. 2, 1896.

Dusser de Barenne. Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystem. Vorläut. Mitteilung. Zentralblatt für Physiologie; Bnd. 24, 1910.

Dusser de Barenne. Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystem. Zur Wirkung des Strychnins bei lokaler Applikation. Folia Neurobiologica; Bnd. V, 1911.

Dusser de Barenne. Die Strychninwirkung auf das Zentralnervensystem, III. Die segmentäre Strychninvergiftung der dorsalen Rückenmarksmechanismen; ein Beitrag zur Dermatomerie der hintern Extremität des Hundes. Folia Neurobiologica; Bnd. V, 1911.

Dusser de Barenne. Die Strychninwirkung auf das zentrale Nervensystem IV. Theoretische Betrachtungen. Folia Neurobiologica, Bnd. VI, 1912.

Dusser de Barenne. Die Strychninwirkung auf das zentrale Nervensystem V. Folia Neurobiologica, Bnd. VII, 1913.

Dusser de Barenne. Zur Kenntnis der Alloaesthesie. Monatschr. f. Psychiatrie und Neur. Bnd. 34, 1913.

Dusser de Barenne. Über die Enthirnungsstarre (decerebrate Rigidity Sherrington's) in ihrer Beziehung zur efferenten Innervation der quergestreiften Muskulatur. Folia Neuro biologica, Bnd. VII, 1913.

Dusser de Barenne. Über Alloaesthesie. Experimenteller Beitrag zur Kenntnis

dieses Symptomes. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1914.
Edinger. Rückenmark und Gehirn in einem Falle von angeborenem Mangel des Vorderarms. Virchow's Archiv; Bnd. 89, 1882.
Edinger. Über die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn. Anat. Anz. 1889.
Edinger. Einiges vom Verlauf der Gefühlsbahnen im zentralen Nervensystem. Deutsche med. Wochenschrift, 1890.
Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervosen Zentralorgane. 1sten Teil. 1908.
Elders. Die motorischen Zentren und die Form des Vorderhirns in den fünf letzten Segmenten des Zervikalmarkes und dem ersten Dorsalsegmente eines Mannes, der ohne linken Vorderarm geboren ist. Monatschrift f. Psych. und Neurologie; Bnd. 28, 1910.
Elders. Über die dem Vorderarme und der Hand zugehörigen Bahnen erster Ordnung eines Mannes der ohne linken Arm geboren ist. Monatschr. f. Psychiatrie und Neurologie, 1914.
Fabritius. Zur Gruppierung der motorischen Bahnen innerhalb der Pyramidenstränge. Arbeiten aus dem pathologischen Institut der Universität Helsingfors. Teil 1, 1907.
Fabritius. Studien über die sensible Leitung im menschlichen Rückenmark, auf Grund klinischer und pathologisch-anatomischer Tatsachen. Arbeiten aus dem pathologischen Institut der Universität Helsingfors. Teil II, 1908.
Fabritius. Versuch einer Psychophysiologie des Gefühles. Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie, Bnd. 28, 1910.
Fabritius. Zur Frage von der sensiblen Leitung im menschlichen Rückenmark. Monatschr. Psych. und Neur. Bnd. 31, 1912.
Farritius und Bergmann. Zur Kenntnis der Haut und Tiefensensibilität untersucht mittels der Abschnürungsmethode. Pflügers's Archiv, Bnd. 151, 1913.
Fedeli. Recherches histologiques sur la dure mère. Arch. italiennes de biologie, Tome 63.
Förster. Die Topik der Sensibilitätsstörungen bei Unterbrechung der sensiblen Leitungsbahnen. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde, Bnd. 56, 1917.
Frank. Anatomie du nerf vertébral chez l'homme et les mammifères. Journal de Physiologie et de Pathologie générale, Tome 1, 1899.
Frank et Pitres. Des degenerations secondaires de la moelle épinière consecutive à l'ablation du gyrus sigmoïdien chez le chien. Gazette medicale de Paris, 1880.
Franssen. Le système vasculaire abdominal et pelvien chez les Primates. Petrus Camper, Deel IV, 1906.
Franz (S. J.) Sensations following Nerve division, Bull. N°. 2. Government hospital for the Insane, Washington, 1911.
Frey, von. Untersuchungen über die Sinnesfunktion der menschlichen Haut. Kön. Sächs. Gesellschaft der Wissensch. Math. phys. Classe, Bnd. 40, 1897.
Frey, von. Neue Untersuchungen über die Sinnes leistungen der menschlichen Haut. Fortschritte der Psychologie, Bnd. 2, 1914.
Frey, von. Beobachtungen an Hautflächen mit geschädigter Innervation. Zeitschrift für Biologie, Bnd. 63, 1914.
Gabri. Apropos des cellules radiculaires posterieures. Archives Italiennes de Biologie, 1896.
Gans. Die Pyramidenbahnen der Phocaena. Anat. Anz. Bnd. 49, 1916.
Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Teil I. Engelmann, Leipzig, 1898.
Gehuchten, van. La structure des centres nerveux. La moelle épinière et le cervelet. La Cellule, 1891.

Gehuchten, van et de Neeff. Les noyaux moteurs de la moelle lombo-sacrée chez l'homme. Le Névraxe, Vol. 1, 1900.

Goldscheider. Über Henry Head's Lehre vom Temperatursinn der Haut. Medizin. Klinik. Jahrgang 7, 1911.

Goldstein. Zur vergleichenden Anatomie der Pyramidenbahn. An. Anzeiger. Bnd. 24, 1904.

Goldstein. Ueber die aufsteigende Degeneration nach Querschnittsunterbrechung des Rückenmarkes (Tr. spino-cerebellaris posterior, Tr. spino-olivaris, Tr. spino-thalamicus). Neurol. Centralblatt, 1910.

Golgi. Ueber den feineren Bau des Rückenmarks. An. Anzeiger, Bnd. V, 1890.

Gombault et Philippe. Contribution à l'étude des lésions systematisées dans les cordons blancs de la moelle épinière. Archives de Médecine expérimentale, 1894.

Guldberg. Ueber das Zentralnervensystem der Bartenwale, Videnskabs, Selskabs Forthandlinger, Christiana, 1885.

Häcker. Beobachtungen an einer Hautstelle mit dissozierter Empfindigungslähmung. Zeitschrift f. Biologie, Bnd. 61, 1913.

Häggquist. Histophysiol. Studien über die Temperatursinne der Haut des Menschen. An. Anz. Bnd. 45. 1913.

Häggquist. Studien über die Temperatursinne der Haut des Menschen. Kungl. Svenske Vetenskaps Akad. Handl. 1915.

Hardesty. Observations on the Medulla spinalis of the Elephant. Journal of Comp. Neur. Vol. 12, 1902.

Hatschek. Über das Rückenmark des Delphins. Obersteiner's Arb. Bnd. IV.

Hatschek. Über das Rückenmark des Seehundes (Phoca vitulina) im Vergleich mit dem Hunde. Obersteiner's Arbeiten, Bnd. IV, 1896.

Head and Holmes. Sensory disturbances from cerebral lesions. Brain. Vol. 34, 1911.

Head, Rivers, Sherren. The efferent nervous system from a new aspect. Brain, Vol. 28, 1905.

Head and Sherren. The consequences of injury to the peripheral nerves in man. Brain, 1905. Summernumber Part. CX.

Head and Thompson. The grouping of afferent impulses within the spinal cord. Brain, Vol. 29, 1906.

Helweg. Über den zentralen Verlauf der vaso-motorischen Nervenbahnen. Arch. f. Psych. Bnd. XIX.

Hepburn and Waterston. A comparative study of the grey and white matter of the motor cell groups and of the spinal accessory nerve in the spinal cord of the porpoise. Journal of Anat. and Phys. Vol. 38, 1904.

Herbet. Le sympathique cervical. Thèse, Paris, 1900.

Herrick. An Introduction to Neurology, 2d Ed., Saunders, Philadelphia, 1918.

His. Ueber die Entwicklung des Bauchsympathicus beim Hühnchen und beim Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. Supplementheft, 1897.

Hochstetter. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Centralsystems der Edentaten. Morphologisches Jahrbuch, Bnd. 25, 1900.

Horsley. Note on the existence of Reissner's fiber in higher vertebrates. Brain, Vol. 31, 1908.

Hovy. On the relation between the quantity of white and grey substance in the central nervous system. Proceedings Kon. Akad. van Wetensch., Oct. 1913.

Ingvar. Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns Folia Neurobiologica, Bnd. XI, 1919.

Jacobson. Über die Kerne des menschlichen Rückenmarkes. Abhandl. der Kön. Acad. der Wissensch. Berlin, 1908.

Jacquet. Anatomie comparée du système nerveux sympathique cervical dans la série des vertébrés. Bulletin de la soc. des Sciences de Bucarest. Tome X. 1901.

Justchenko. Sur les rapports du ganglion sympathique mesenterique inférieur avec l'innervation de la vessie. Arch. de la Soc. biolog. de St. Petersbourg. 1898.

Kadyi. Die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. Anat. Anzeiger, Bnd. 1, 1886.

Kadyi. Über die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. Lemberg, 1889. Siehe auch An. Anz. Bnd. 1.

Kaiser. Die Funktionen der Ganglienzellen des Halsmarks. Den Haag, 1891.

Kaplan. Ueber die Beziehungen der Ursprungskerne der motorischen Nerven zu den supraponierten Zentren. Obersteiners Arbeiten, Bnd. 21, 1916.

Karplus. Bemerkungen über die grauen Massen im Funiculus cuneatus der menschlichen Medulla Oblongata. Arbeiten aus dem Institut in Wien, Bnd. XI, 1904.

Klessens. Die Form und Funktion des Rumpfdermatoms an der Strychnin-Segmentzone geprüft. Folia Neurobiologica. Bnd. VII, 1913.

Klessens. Beitrag zur Kenntnis der individuellen Segmentverschiebungen. Folia Neurobiologica, Bnd. VII, 1913.

Klessens. Over het verloop der pijn- en temperatuurzin, vezels, enz. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam 1918.

Kohn. Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems. Archiv. f. mikr. Anat. Bnd. 70, 1905.

Kölliker. Gewebelehre des Menschen, Bnd. 1. Allgemeine Gewebelehre und die Systeme der Haut, Knochen und Muskeln. Engelmann, Leipzig, 1889.

Kolzenberg. Untersuchungen über das Rückenmark des Igels, Wiesbaden, 1899.

Kramer. Periphere Sensibilitätsstörungen. Handbuch der Neurologie van Lewandowsky, 1910.

Krediet. Über die sympathischen Nerven in der Bauch- und Beckenhöhle des Pferdes, der Wiederkäuer (insbesondere der Ziege) und des Hundes. Inaug. Dissert. Bern, 1910.

Kuiper. Over het gevoel van koude en warmte. Dissertatie. Amsterdam, 1890.

Langley. On the course and connections of the secretory fibres supplying sweat glands of the feet of the cat. Journal of Physiology, Vol. XII, N°. 4, 1891.

Langley. On the arrangement of the sympathetic nervous system, based chiefly on observations on pilo-motor nerves. Journal of Physiology, Vol. 15, 1893.

Langley. The sympathetic and other related system of nerves. Textbook of Physiology, edited by Schäfer. Vol. 11, London, 1900.

Langley. Die sympathischen und verwandten nervösen Systeme der Wirbeltiere (anatomes nervoses System). Ergebnisse der Physiologie (Asher und Spiro) Jahrg. 11, Abt. 2, 1903.

Langley. The question of commissural fibres between nerve-cells having the same sympathetic ganglion, and on the function of post-ganglionic nerve plexuses. Journal of Physiology. Vol. XXXI, N°. 324, 1904.

Langley and Anderson. The innervation of the pelvic and adjoining Viscera, Part 111. The external generative Organs. Journal of Physiology, Vol. XIX. 1893.

Langley and Anderson. On the union of the fifth cervical nerve with the superior cervical ganglion. Journal of Physiology. Vol. XXX, N°. 536, 1904.

Langley and Magnus. Some observations of the movements of the intestine before and after degenerative section of the mesenteric nerves. Journal of Physiology. Vol. XXXIII, N°. 1, 1905.

Langley and Sherrington. Secundary degeneration of nerve tracts following removal of the cortex of te cerebrum in the dog. Journal of Physiology. Vol. V, 1884.

Lenhossek. Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin, 1895.

Lenhossek. Das Rückenmark der Maus. Arch. f. mikrosk. Bnd. 33, 1899.
G. Levi. I gangli cerebro-spinali. Supplemento al Vol. VII dell'Archivio di Anatomia e di Embriologia. 1908. (Ausführliches Referat in Folia Neurobiologica, Bnd VI. 1912).
Lewandowsky. Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri und ihren Zusammenhang mit denen der Medulla spinalis und des Cortex cerebri. Fischer, Jena, 1904.
Lissauer. Beiträge zum Faserverlauf im Hinterhorn. Arch. f. Psych. Bnd. XVII.
Löwenthal. Über den Unterschied zwischen der secundären Degeneration des Seitenstrangs nach Hirn- und Rückenmarksverletzungen. Pflüger's Archiv, Bnd. 31, 1883.
Löwenthal. Degénérations secondaires de la moelle épinière. Dissertation, Genève, 1885.
Lugaro. Fibre aberranti, fibre centrifuge e fibre ricurrenti nelle radici poteriori. Monitore Zoologico italiano. Anno 17 No. 7, 1906.
Marburg. Die absteigenden Hinterstrangbahnen. Jahrb. f. Psych. Bnd. 22.
Marchi ed Algeri. Sulle degenerazioni descendenti consecutive a lesioni sperimentali in diverse zone della corteccia cerebrale. Rivista sperimentale di Freniatria, 1887.
Margulies. Expérimentelle Untersuchungen über den Aufbau der Hinterstränge beim Affen. Monatschrift f. Psych. und Neur. 1897.
Marie et Guillain. Les dégénérations secondaires du cordon antérieur. Revue neurol. 1904.
Mayer. Zur pathologischen Anatomie der Rückenmarkshinterstränge. Jahrbücher f. Psych. und Neurol. 1895.
Moeli. Über sekundäre Degeneration. Arch. f. Psych. und Nervenkrankheiten. Bnd. XIV, 1883.
Morat. Troubles trophiques consécutifs à la section des racines posterieures medullaires. Gazette des Hospitaux, 1897.
Mott. The bipolar cells of the spinal cord. Brain; Vol. XIII.
Mott. Ascending degenerations resulting from lesions of the spinal cord in Monkeys. Brain; Vol. XV. 1892.
Mott. Microscopical examination of Clarke's Column. Journal of Anat. and Physiology; Vol. 22.
Nageotte. Contribution à l'étude des cordons postérieurs. Nouv. sconogr. d. l. salpetrière. 1904.
Neef, De. Sur les localisations motrices medullaires. Le Névraxe, 1901.
Neumayer. Histo- und Morphogenese des peripheren Nervensystems. Hertwig's Handbuch der vergl. und experimentellen Entwicklungslehre, 1906.
Nicholls. The occurence in man of double ganglia upon the dorsal roots of the spinal nerves. Anat. Record; Vol. V, 1911.
Nieuwenhuyse. Pathologisch-anatomische Untersuchungen eines Falles von Herpes zoster. Zeitschr. f. d. gesammte Neur. und Psych. Bnd. 22, 1914.
Obersteiner. Bemerkungen zur Helweg'schen Dreikantenbahn Obersteiner's Arbeiten, 1900, und Neurol. Centralbl. 1901.
Obersteiner. Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Zentralorgane. Wien, 5te Aufl. 1912.
Onuf and Collins. Experimental researches on the localisation of the sympathetic nerve in the spinal cord and brain and contributions to its physiology. Journal of Nervous and mental Diseases & Archives of Neurology and Psychiatry, 1898.
Oppenheim. Handbuch der Nervenkrankheiten. Berlin, 1913.

Petrèn. Ein Beitrag zur Frage vom Verlaufe der Bahnen der Hautsinne im Rückenmark. Skandin. Arch. f. Physiol. Bnd. 13. 1902.

Petrèn. Sur les voies de conduction de la sensibilité dans la moelle épinière. Revue Neurologique, 1911.

Pirie. The middle cells of the grey matter. Transactions of Soc. Edinb. Vol. 28.

Popper. Ein Marsupialherrückenmark (Phascolarctus). Obersteiners Arbeiten; Bnd. IX, 1901.

Ramon y Cajal. Réponse a Mr. Golgi a propos des fibrilles collatérales de la moelle épinière et de la structure générale de la substance nerveuse. Anat. Anz. Bnd. V, 1890.

Ramon y Cajal. Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. Anat. Anz. Bnd. V, 1890.

Ramon y Cajal. Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tomo I, 1898.

Ranson. Non-medullated Nerve-fibers in the spinal nerves. American Journal of Anatomy. Vol. 12, 1911.

Ranson. The course within the spinal cord of the non medullated fibres of the dorsal roots. Journ. of Comp. Neur. Vol. 23, 1913.

Ranson. The tract of Lissauer and the substantia gelatinosa. Am. Journ. of Anat. 1914.

Ranson. An experimental study of Lissauer's tract and the dorsal roots. Journal of Comp. Neur. Vol. 24, 1914.

Ranson. Unmyelinated Nerve fibers as conductors of protopathic sensation. Brain; Vol. 38, 1915.

Ranson and Billingsley. The conduction of painful afferent impulses in the spinal nerves. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 40, 1916.

Reveley. The pyramid tract in the Guineapig (Cavia aperea). Anatomical Record; Vol. 9, 1915.

Rivers and Head. A human experiment in Nerve division. Brain: Vol. 31, 1908.

Rosenzweig. Beiträge zur Kenntnis des feinern Baues der Substantia gelatinosa Rolandi des Rückenmarks. Inauguraldissertation. Berlin, 1905.

Rossolymo. Zur Frage über den weiteren Verlauf der Hinterwurzelfasern im Rückenmark. Neur. Zentralbl. 1886.

Ruffini. Sur les expansions nerveuses de la peau chez l'homme et quelques antres mammifères. Revue générale d'Histologie, 1905.

Rijnberk, v. Sulla metameria nel sistema nervoso simpatica II: l'Innervazione pilomotrice. Archivio di Fisiologia. Vol. IV, 1907.

Rijnberk, v. Versuch einer Segmentalanatomie. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bnd. 18, 1908.

Salusbury, Mc. Nalty and Horsley. On the cervical spino-bulbar and spino-cerebellar tracts and the question of topographical representation in the cerebellum. Brain, 1909.

Sandmeyer. Sekundäre Degeneration nach Exstirpation motorischer Centra. Zeitschr. f. Biologie. Bnd. 28, 1901.

Sano. Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Substantia gelatinosa des Hinterhorns. Obersteiners Arbeiten; Bnd. 17 1909.

Sano. Les localisations des fonctions motrices de la moelle épinière. Rapport du Congres des medicins alienestes et neurologistes de France et des Pays de Langue française. Pau, 1904.

Schaffer. Beitrag zur Histologie der secundären Degeneration. Arch. f. mikr. Anat. 1894.

Schaffer. Beitrag zum Faserverlauf der Hinterwurzeln im Zervikalmarke des Menschen. Neurologisches Zentralblatt, 1898.

Scheer, van der. Beitrag zur Frage nach der Bedeutung des Herpes zoster und der Head'schen hyperalgetischen Zonen. Zeitschr. f. d. gesammte Neurologie und Psychiatrie; Bnd. 16, 1913.

Scheer, van der und Sturman. Ein Fall von Herpes zoster mit anatomischem Befund. Zeitschr. f. d. gesammte Neurologie und Psych. Bnd. 34, 1916.

Scholl. Sammelreferat über Head'sche Sensibilitätslehre und ihre Kritiker. Zeitschr. f. d. gesamte Neur. und Psych. Referate, 1911.

Schoondermark. Over gevoelsstoornissen bij een aantal klinische gevallen van perifere zenuwlaesies, Psychiatrische Neurologische Bladen, Amsterdam 1918.

Sherrington. On secundary and tertiary degeneration in the spinal cord of the dog. Journal of Physiology; Vol. VI, 1885.

Sherrington. Integrative Action of the nervous system. London, 1906.

Sherrington. On the question whether any fibres of the mammalian dorsal (afferent) spinal root are of intraspinal origine. Journal of Physiology; Vol. 21, 1897.

Sherrington. On Out-lying Nervecells in the mammalian spinal cord. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, 1890, B.

Simpson. The pyramidtract in the red squirrel (Sciurus Hudsonius) and chipmunk (Tamias) Journ. of Comp. Neurology; Vol. 24, 1914.

Simpson. The motor areas und pyramidtract in the Canadian porcupine (Erethizon dersatus) Quarterly Journal of Experimental Physiology; Vol. VIII, 1914.

Simpson. The pyramidtract in the striped gopher (spermophilus tridecem lineatus). Quarterly Journal of Physiology; Vol, VIII, 1915.

Singer. Über sekundäre Degeneration im Rückenmark des Hundes. Sitz. ber. der Kais. Acad. der Wissenschaften in Wien, 1881.

Slinger and Horsley. Upon the orientation of points in space by the muscular, arthrodial and tactile senses of the upper limbs in normal individuals and blind persons. Brain; Vol. 29, 1906.

Spiller. Über den direkten ventro-lateralen Pyramidenstrang. Neur. Zentr. bl. 1902.

Stern. Beitrag zur Kenntnis der Form und Größe der Rückenmarksquerschnitte. Obersteiners Arbeiten, Bnd. 17.

Strümpell. Über die Bedeutung der Sensibilitätsprüfungen mit besonderer Berücksichtigung des Drucksinnes. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 30, 1904.

Teding van Berkhout. Über secundäre Degeneration des Rückenmarkes. Inaug. Diss. Bern. 1893.

Testut. Traité d'anatomie humaine. Paris, 1911.

Tigerstedt. Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Leipzig. 1908.

Tinel. Les blessures des nerfs. Paris, 1916.

Trotter and Davies. Experimental studies in the innervation of the skin. Journal of Physiology; Vol. 38, 1909.

Valkenburg, v. Algemeene klinische lokalisatie in het zenuwstelsel. Wolters, Groningen, 1912.

Valkenburg, v. De organisatie der sensibiliteit in het zenuwstelsel. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam, 1914.

Valkenburg, v. Le paralellisme entre la sensibilité cutanée et la sensibilité profonde. Arch. Neerl. de Physiologie, 1917.

Vermeulen. On the conus medullaris in domestic animals. Proceedings of the Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam, 1915.

Vermeulen. Über den Conus medullaris der Haustiere etc. Berl. Tierärtzl. Wochenschr. 1916.

VERMEULEN. Concerning the nervus sympathicus of domestic animals. Proceedings Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Vol. No. 7, Vol. XVIII, 1916.
VERMEULEN. Über den Nervus sympathicus der Haustiere. An. Anz. Bnd. 49, 1916.
VLOET, v. D. Über den Verlauf der Pyramidenbahn bei niedern Säugetieren. An. Anz. Bnd. 29, 1906.
VULPIAN. Destruction experimentale du gyrus sigmoïdien du chien. Arch. de Phys. 1876.
WALDEYER. Das Gorilla Rückenmark. Abhandlungen der Preuss. Akad. der Wissensch. Math. Phys. Klasse, Berlin, 1888.
WERTHEIM SALOMONSON. Stereognosis. Dissertatie Leiden, 1888.
WINKLER. Über die Rumpfdermatome. Ein experimenteller Beitrag zur Lehre der Segmental innervation der Haut. Monatschr. für Psychiatrie und Neur. Bnd. XIII, 1903.
WINKLER. Le faisceau sacral posteromedial etc. Opera omnia, Bnd. V. Bohn, Haarlem, 1918.
WINKLER. Anatomie du système nerveux. Tome I. Bohn, Haarlem, 1919.
WINKLER en VAN RIJNBERK. On function and structure of the trunkdermatoma. Transactions of the Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 1901 and 1903.
ZEEHANDELAAR. De Onto- en Phylogenese der Achterstrengkernen. Dissertatie, Amsterdam 1919.
ZIEHEN. Secundaire Degeneration nach Exstirpation motorischer Rindenregionen. Arch. f. Psych. und Nervenkrankheiten, Bnd. 18, 1887.
ZIEHEN. Zur vergleichenden Anatomie der Pyramidenbahn. An. Anz. Bnd. 16, 1899.
ZIEHEN. Über die Pyramidenkreuzung des Schafes. An. Anz. Bnd. XVII, 1900.
ZIEHEN. Makroskopische und mikroskopische Anatomie des Zentralnervensystems. Fischer, Jena. 1899, 1903 und 1913.

EINIGE LITTERATUR-ANGABEN ÜBER DIE RÜCKENMARKSHÄUTE UND DEN LIQUOR CEREBRO-SPINALIS [1])

ADAMKIEWITZ. Die Blutgefäße des menschlichen Rückenmarkes. I Theil. Die Gefäße der Rückenmarks-Substanz. II Theil: Die Gefäße der Rückenmarksoberfläche. Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math. naturw. CL, 1881, LXXXIV, LXXXV, 1882 und 1883.
ARONSON. Ueber Nerven und Nervenendigungen in der Pia mater. Centralblatt f. f. med. Wiss. 1890.
ASPLUND. Zur Kenntnis der Verbindungen des Rückenmarkes mit der Pia. Nordisk med. Archiv, 1890.
BARDEEN. The development of the skeleton and of the connective tissues. In Keibel and Mall, Manual Human Embryology, Philadelphia and London 1910, I.
CAPPELLETTI. L'écoulement de liquide cérébro-spinal par la fistule céphalo-rachidienne en conditions normales et sous l'influence de quelques médicaments. Arch. Ital. de Biol. Turin, 1900, XXXV.

[1]) Die Litteratur auf diesem Gebiete ist großtenteils gesammelt von WEED (s. d.).

Cappelletti. L'efflusso del liquido cerebro-spinale dalla fistola cefalorachidiana in condizioni normali e sotto l'influenza di alcuni farmaci. Atti dell' Accademia d. Scienze Med. e. Nat. di Ferrara, 1900, LXXV.

Cathelin. La circulation du liquide céphalo-rachidien. Paris, J. B. Baillière, 1912.

Chvostek. Weitere Beobachtungen über Kalkplättchen in der Arachnoidea spinalis. Wiener med. Presse, 1880.

Cushing. Physiologische und anatomische Beobachtungen über den Einfluß von Hirnkompression auf den intracraniellen Kreislauf und über einige hiermit verwandte Erscheinungen. Mitteilungen a. d. Grenzgebiet. d. Med. und Chir., Jena, 1902, IX.

Cushing. Some experimental and clinical observations concerning states of increased intracranial tension. Am. Jour. Med. Sciences, Philadelphia and New-York, 1902, CXXIV.

Cushing. Studies on cerebro-spinal fluid: No. I. Introductory. Jour. Med. Research, Boston, 1914, XXXI (n. s. XXVI).

Dandy and Blackfan. An experimental and clinical study of internal hydrocephalus. Jour. Am. Med. Assoc., Chicago, 1913, LXI.

Dandy. Internal hydrocephalus: An experimental, clinical and pathological study. Am. Jour. Dis. Children, Chicago, 1914, VIII.

Farrar. The embryonic pia. Am. Jour. Insanity, Baltimore, 1906—7, LXIII.

Frazier. The cerebro-spinal fluid in health and disease. Jour. Am. Med. Assoc., Chicago, 1915, LXIV.

Goldmann. Vitalfärbung am Zentralnervensystem. Berlin, G. Reimer, 1913.

Held. Die Entwicklung des Nervengewebes. Leipzig, Barth, 1909.

Hill. Physiology and pathology of the cerebral circulation. London, J. et A. Churchill, 1896.

His. Über ein perivasculäres Kanalsystem in den nervösen Centralorganen. Leipzig, Engelmann, 1865.

His. Die Häute und Höhlen des Körpers; ein academisches Programm. Basel, Schweighauser, 1865.

His. Die Häute und Höhlen des Körpers. Arch. f. Anatomie u. Physiol., Anat. Abth,, 1903.

His. Die Entwickelung des menschlichen Gehirns. Leipzig, Hirzel, 1904.

Kadyi. Über die Blutgefässe des menschlichen Rückenmarkes. Lemberg, Gubrynowicz & Schmidt, 1889.

Key and Retzius. Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm, 1875—76.

Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2 ed. Leipzig, Engelmann, 1879.

Kölliker. Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Leipzig, Engelmann, 1880.

Kooy. On the extension of sarcoma piae matris. Psychiatr. en Neurol. Bladen, Amsterdam, 1918.

Krämer. Die Knochenneubildungen in der Arachnoïdea. Allgem. Zeitschr. f. Psychiatrie. Bnd. 34.

Lewandowsky. Zur Lehre von der Cerebrospinalflüssigkeit. Zeitschrift f. klin. Med., Berlin, 1900, XL.

Mall. On the development of the blood-vessels of the brain in the human embryo. Am. Jour. Anat., Baltimore, 1904, IV.

Mattauschek. Ein Beitrag zur Kenntnis der Arachnoïdea spinalis. Arbeiten a. d. Neurol. Institut in Wien Bnd. 17, 1909.

Mestrezat. Le liquide céphalo-rachidien. Paris. Maloine, 1912. Thèse de Montpellier, 1911, No. 17.

Mott. The Oliver-Sharpey lectures on the cerebro-spinal fluid. Lancet, London, 1910.

Obersteiner. Anleitung beim Studium des Baues der Nervösen Zentralorgane im gesunden und kranken Zustande. 5te Auflage, Deuticke, Wien, 1912.

Plaut, Rehm und Schottmüller. Leitfaden zur Untersuchung der Zerebro-spinalflüssigkeit. Jena, Fischer, 1913.

Quincke, H. Zur Physiologie der Cerebro-spinalflüssigkeit. Arch. f. Anat., Physiol. u. Wissensch. Med. (Du Bois—Reymond), Leipzig, 1872.

Reiner and Schnitzler. Über die Abflußwege des Liquor cerebro-spinalis. Centralblatt f. Physiol., Leipzig and Wien, 1894, VIII.

Reiner. Zur Lehre vom Hirndruck. Wiener klin. Wochenschr., 1895, VIII.

Sabin. Development of lympathic system. In Keibel and Mall's Manual Human Embryology, London and Philadelphia, 1912, II.

Salvi, G. Histogenèse et structure des méninges. Thèse de Paris, 1898.

Schroeder van der Kolk, J. L. C. Bau und Functionen der Medulla spinalis und oblongata. Aus dem Holländischen übertragen von Dr. Fr. W. Theile. Braunschweig, Vieweg & Sohn, 1859.

Spina. Experimenteller Beitrag zur Kenntniss der Hyperämie des Gehirns. Wiener med. Blätter, 1898, XXI.

Spina. Experimentelle Untersuchungen über die Bildung des Liquor cerebro-spinalis. Arch. f. d. gesamte Physiol., Bonn, 1899, LXXVI.

Spina. Über den Einflusz des hohen Blutdrucks auf die Neubildung des Cerebrospinalflüssigkeit. Arch. f. d. gesamte Physiol., Bonn, 1900, LXXX.

Spina. Untersuchungen über die Resorption des Liquor bei normalem und erhöhtem intracraniellem Drucke. Arch. f. d. gesamte Physiol., Bonn, 1900—1901, Bnd. LXXXIII.

Sterzi. Recherches sur l'anatomie comparé et sur l'ontogenèse des méninges. Arch. Ital. de Biol., 1902, XXXVII.

Sterzi. Ricerche intorno all' anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi, e considerationi sulla filogenesi. Atti del R. Instituto Veneto di scienze lettere et Arti. 1900—1901, LX, parte II.

Streeter. Development of the nervous system. In Keibel and Mall, Manual Human Embryology, London and Philadelphia, 1912, II.

Weed. Studies on cerebro-spinal fluid, No. II: The theories of drainage of cerebrospinal fluid with an analysis of the methods of investigation. Jour. Med. Research, Boston, 1914, XXXI (n. s. XXVI).

Weed. Studies on cerebro-spinal fluid, No. III: The pathways of escape from the subarachnoid spaces, with particular reference to the arachnoid villi. Jour. Med. Research, Boston, 1914, XXXI (n. s. XXVI).

Weed. Studies on cerebro-spinal fluid, No. IV: The dual source of cerebro-spinal fluid. Jour. Med. Research Boston, 1914, XXXI, (n. s. XXVI).

Weed. The development of the cerebro-spinal spaces in pig and man. Contributions to embryology. Volume V, No. 14, Carnegie-Institution of Washington 1917.

Zanda. Ueber die Entwicklung der Osteome der Arachnoïdea spinalis. Ziegler's Beiträge, 1889.

Ziegler. Über die Mechanik des normalen und pathologischen Hirndruckes. Arch. f. klin. Chirurgie, Berlin, 1896, Bnd. LIII.

DRITTES KAPITEL.

DIE MEDULLA OBLONGATA.

Allgemeines über ihre Form und Einteilung.

Unter Medulla oblongata versteht man bei den Kranioten denjenigen Abschnitt des Zentralnervensystems, der von der Stelle, wo der Zentralkanal des Rückenmarks sich zu erweitern anfängt (*Calamus scriptorius*), bis zum Mittelhirn reicht.

Der obere Abschnitt des primitiven Zentralkanals, der im Rückenmark *obliteriert*, bleibt hier offen, und dessen Seitenwände werden sogar weit auseinander gezogen, sodaß oberhalb der direkten Fortsetzung des sekundären Zentralkanals (bloß von der Fissura medialis [1]) Oblongatae repräsentiert) ein Hohlraum entsteht (*Ventriculus quartus*), der vorn von dem Zerebellum, hinten bloß von einem Plexus chorioideus überdacht wird.

Dieser Plexus chorioideus (Fig. 30) ist meistens sehr groß und weist hinter dem Kleinhirn bilaterale Aussackungen auf: die *Recessus laterales*. Diese Aussackungen, welche manchmal eine große Ausdehnung erreichen, können kleine Löcher aufweisen: die *Foramina* von Luschka oder *Aperturae laterales*. Eine ähnliche Kommunikationsstelle zwischen Ventrikel und Arachnoïdal-Raum [2]) findet sich direkt frontal vom Calamus scriptorius und wird als *Foramen* von Magendi oder *Apertura inferior* bezeichnet. Sie ist (beim Menschen) manchmal so groß, daß ein Bleistift hindurch gesteckt werden kann. Beim Pferde kommen nur die Foramina lateralia vor, welche dort größer sind als beim Menschen. Für andere Tiere liegen keine genügenden Angaben vor (Retzius).

Mittels dieser Oeffnungen kommuniziert der Liquor cerebro-spinalis internus direkt mit dem Inhalt des Arachnoidalraumes und zwar mit der sog. Cisterna magna posterior cerebelli.

[1]) Vor dem Calamus kann darin eine Vertiefung vorkommen: der Ventriculus *Arantii*, der sehr inkonstant ist und keine besondere Bedeutung hat.

[2]) Auch die Pia fehlt dort, indem sie endet in den fibrösen Ring, der das Loch umgibt.

Die Seitenwände der Oblongata, welche kaudal nur wenig auseinander weichen, erreichen die größte Distanz etwa auf dem Niveau des Trigeminus, des Octavus und Facialis (wo bei Fischen auch der Lateralis ant eintritt: Fig. 119). Sie fügen sich frontal wieder zusammen, wodurch beim Übergang zum Mittelhirn eine schmälere Stelle, der *Isthmus* entsteht, wo der Ventriculus quartus sich zu dem *Aquaeductus Sylvii* einengt. Hierdurch weist die Oblongata eine Rautenform auf, und dieser rautenförmigen Gestalt wegen wird ihr Ventrikel auch wohl *Ventriculus rhomboidalis* genannt und die Oblongata selber: *Rhombencephalon*.

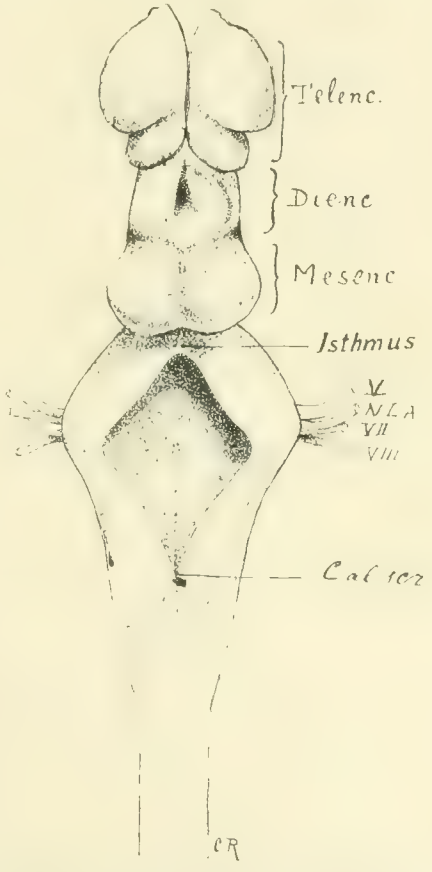


Fig. 119. Dorsalansicht der Oblongata von Petromyzon marinus. De Tela Chorioidea ist entfernt. De IX und X wurzeln sind nicht eingezeichnet.

Auf die Entwicklungsgründe des vierten Ventrikels und dessen Form, welche durch die überwiegende Entwicklung bestimmter Hinterwurzeln entsteht, werde ich bei Amphioxus zurückkommen.

Der hintere Abschnitt des Rautenhirns, dessen Spitze sich dem Rückenmark (Myelon) anschließt, wird auch *Nachhirn* [1]) (*Myelencephalon*) genannt.

Der vordere Abschnitt, aus dessen dorsalen Wänden das Kleinhirn hervorgeht, während an seiner Basis sich die Brücke bildet, wird dann als *Hinterhirn* [2]) (*Metencephalon*) bezeichnet. Diese Einteilung ist bei Säugern leicht zu machen, umsomehr, weil zwischen diesen Abschnitten während der embryonalen Entwicklung eine Knickung, die *Brückenbeuge*, vorkommt.

Bei niederen Tiere wird sie mehr oder weniger künstlich, weil eine *Brücke* dort nicht vorkommt, die Lage der sog. Brückenbeuge in den Embryonen der niederen Vertebraten nicht genau dieselbe ist, und das Zerebellum verschieden groß sein kann, ja bisweilen fehlt.

Dazu kommt noch, daß die Oblongata in ihrer Gesamtheit eine wichtige Empfangs- und Ursprungsstelle von einander mehr oder weniger verwandten

[1]) Dieser Abschnitt geht aus dem 7. und darauf folgenden Oblongataneuromeren hervor.

[2]) Dieser Abschnitt geht aus dem 6 Neuromer hervor.

Hirnnerven ist, wovon einige ihre Wurzelfasern sowohl in dem als „Nachhirn" wie in dem als „Hinterhirn" bezeichneten Teil der Oblongata schicken (der Trigeminus und der Octavus). Diese Einteilung ist denn auch für die Beschreibung dieses Hirnabschnittes bei erwachsenen Tieren, als weniger geeignet außer, Gebrauch gekommen.

Sehr ausgeprägt dagegen und funktionell wichtig ist die Verteilung der ganzen Oblongata in dorsale und ventrale Areale.

Namentlich die amerikanische Schule hat darauf hingewiesen.

Ebenso wie man in dem Rückenmark im allgemeinen in der dorsalen Flügelplatte ein sensibles Areal findet und in der ventralen Bodenplatte ein primär motorisches Areal, wird dieselbe Einteilung auch in der Oblongata wiedergefunden (His).

Während aber die Scheidungslinie zwischen diesen Platten, *S. limitans*, im ausgewachsenen Rückenmark verloren geht, bleibt sie in der Oblongata

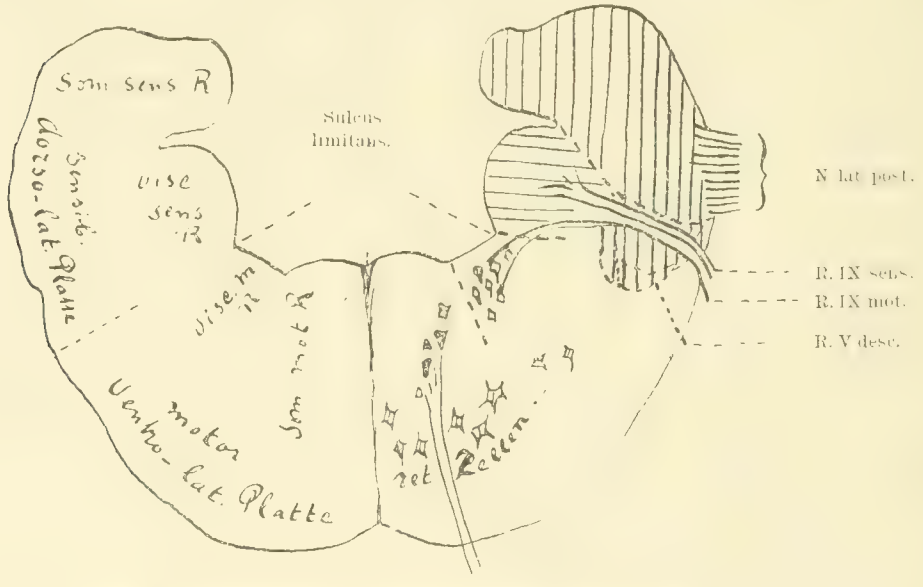


Fig. 120. Schematisierter Querschnitt durch den hinteren Teil der Oblongata von Scyllium canicula. Der somato-sensible Abschnitt der Flügelplatte ist senkrecht, der viszero-sensible Abschnitt horizontal schraffiert. Die Grundplatte ist nicht schattiert.

bestehen und ist diese Grenze zwischen der *sensiblen Flügelplatte* und der *motorischen Bodenplatte* (His) meistens deutlich sichtbar, was damit zusammenhängt, daß dieser Abschnitt des Gehirns nicht so komprimiert wird, wie es beim Rückenmark der Fall ist.

Die Furche ist namentlich bei niedern Tieren sehr ausgeprägt (Fig. 120).

Überall ist das Areal *dorsal* von dieser Furche ein *sensibles* und *Korre-*

lationsareal, während das *ventral* davon liegende Gebiet hauptsächlich *primäre oder sekundäre efferentorische Zentren* enthält.

In dem dorsalen Areal kann man wieder einen *somato-sensiblen Abschnitt* (senkrecht schraffiert in Fig. 120) als Endigungsgebiet von Haut- und damit verwandten Fasern (VIII und Lat.) trennen von einem *viszero-sensiblen Gebiet* (horizontal schraffiert) für Schleimhautfasern (GASKELL, JOHNSTON, HERRICK).

An manchen Stellen der Flügelplatte überwiegt die primär sensible, an andern die korrelativ-sensible Funktion. Ersteres gilt namentlich für den hinteren Abschnitt der Oblongata, letzteres für den vorderen Abschnitt, wo sich bei den meisten Tieren ein großes Korrelationszentrum, das Zerebellum, entwickelt.

In der Bodenplatte treten die primär motorischen Funktionen meistens auf den Hintergrund im Vergleich zu den koordinatorischen Funktionen, was namentlich frontal vom Trigeminus der Fall ist.

Ich werde später darauf zurückkommen und auch Gelegenheit haben, auf den Wert dieser Einteilung für unsere Deutung des Zwischenhirnes und des Vorderhirnes hinzuweisen (vergl. Kap. VIII).

Zuerst werde ich die Oblongata, wo diese Einteilung leicht durchführbar ist, behandeln und werde mit deren rezeptorischen Komponenten anfangen.

Das sensible System der Oblongata. Die Branchialnerven.

In dem verlängerten Mark der Kranioten findet man, ebenso wie in dem Rückenmark, Vorderwurzeln und Hinterwurzeln. *Während aber die Vorderwurzeln hier sehr reduziert sind, sind die Hinterwurzeln der Oblongata außerordentlich stark entwickelt.*

Diese *Hypertrophie der Hinterwurzeln*, die auch zu der seitlichen Ausbuchtung ihres sensiblen Areales und so zu der Bildung des vierten Ventrikels beiträgt (INGVAR) ist von zweierlei Art. Einerseits finden wir hier eine besondere Ausbildung von somato-sensiblen Fasern, was mit der Entwicklung der Kopfsensibilität (V) und des Octavo-Lateralis-Systems zusammenhängt. Anderseits sind die *viszeralen Komponenten der Hinterwurzeln* hier stark vermehrt, und in manchen Nerven erhalten dieselben eine überwiegende Entwicklung, weil dieser Abschnitt des Zentralnervensystems den *Kiemenbogenapparat* und dessen Derivate innerviert.

Die Nerven dieses Apparates, die *Branchialnerven* Sensu strictiori, kennzeichnen sich sowohl durch eine starke Vermehrung der *viszeromotorischen* als der *viszerosensiblen Komponenten*, die, mit somato-sensiblen (=Haut)Fasern vereint, zusammen eintreten, wie es bei niedern Tieren auch in den Hinterwurzeln des Rückenmarks der Fall ist.

Alles spricht dafür, daß man die Branchialnerven nur als besondere Ausbildungen der aus drei Komponenten aufgebauten primitiven Hinterwurzeln von Amphioxus betrachten muß.

Ihr Verhalten bleibt auch dadurch mehr primitiv, weil die Branchialwurzeln sich nicht mit den Vorderwurzeln der Oblongata vereinen.

Fig. 121. Rekonstruktion der Kranialganglien und des Kopfsympathicus einer 2,5 cm langen Forelle, n. L. SCHWARTZ. M.H. = Mittelhirn; Kl.H. = Kleinhirn; M.Obl = Medulla Oblongata; II = Opticus; III = Oculomotorius; IV = Trochlearis; V = Trigeminus; VI = Abducens; VII = Facialis; VIII = Vestibularis; IX = Glossopharyngeus; X = Vagus; S 1—3 = Spinalnerven, LV., LVII, LIX, LX = N.N. laterales.

Die viszeralen Fasern und deren Ganglien sind rot gefärbt, alle anderen Wurzelfasern schwarz. — G.C. = Ganglion ciliare (des Oculomotorius), K I—V = Kopfsympathicusganglien. K 1—9 = deren Verbindungsäste m. d. Branchialnerven; G.S. = Grenzstrang.

Die *Muskeln* der Kiemenbogennerven werden denn auch nicht, wie diejenigen der ventralen Rückenmarkswurzeln, als (Somiten oder) Myotome angelegt, sondern als sog. „Seitenplatten", die keine somiten-ähnliche Ein-

teilung aufweisen (VAN WIJHE). Es ist eine hypertrophische Hinterwurzelmuskulatur.

Durch diese Eigentümlichkeit nähern sie sich den ursprünglich ebenfalls von motorischen Komponenten der Hinterwurzeln innervierten Muskeln der Eingeweide, von denen sie sich nur dadurch unterscheiden, daß sie eine Querstreifung aufweisen, die allerdings ausnahmsweise auch Muskeln der Eingeweide zukommt (Herzmuskel). Aus den Branchialnerven entwickeln sich denn auch die Fasern für die sympathischen Ganglien der Oblongata (K I—V, Fig. 121; vergl. hierzu auch Fig. 100).

Die sensiblen Äste der eigentlichen Kiemennerven (X, XI, VII) weisen nur einen quantitativen Unterschied mit den Hinterwurzeln der Rückenmarksnerven auf, womit sie auch sonst durch den Besitz von extramedullären Ganglien, hier als *Kranialganglien* bezeichnet, übereinstimmen.

Diese Kopfganglien, welche bei den meisten Tieren monopolare Zellen enthalten, sind sehr groß und oft gegenseitig verbunden. Während aber in den Rückenmarkshinterwurzeln die zahlreichen Rezeptoren der äußeren Haut nur mit spärlichen Rezeptoren der Eingeweide vereinigt sind, bilden die sensiblen Fasern der innern (Schleimhaut-) Oberfläche der Branchialgegend den größten Teil der rezeptorischen Fasern der Branchialnerven, entsprechend der Vergrößerung, welche die Schleimhaut in der vordern Branchialgegend erfährt.

Die Fasern für die äußere Haut, welche darin bei niedern Wirbeltieren deutlich nachweisbar bleiben, erfahren in der Phylogenese eine Atrophie. Nur in einem der Branchialnerven, dem *Trigeminus*, überwiegen die Hautfasern, ja sie bilden, wenn man von spärlichen sympathischen viszerosensiblen Fasern absieht, den einzigen Bestandteil der Rezeptoren, weil auch die *sekundäre Mundhöhle*, die Region vor der Bucco-pharyngeal-Membran (etwa unserm Gaumenbogen entsprechend) als ein Derivat der äußern Haut anzusehen ist.

In den *Facialis*, *Glossopharyngeus* und *Vagus* dagegen sind bereits bei den Zyklostomen die Fasern für die äußere Haut sehr spärlich geworden und in dem Facialis und Glossopharyngeus mancher Tiere sogar ganz verschwunden (die schwarzen Fasern dieser Nerven in Fig. 121 gehen zu den Lateralorganen).

Dieser in der Reihe der Wirbeltiere stets größer werdende Verlust der taktilen Hautrezeptoren jener Nerven ist mit einer weitern Ausdehnung der somatischen Trigeminusfasern verbunden, welcher Nerv dadurch das Gepräge einer hinteren Rückenmarkswurzel am meisten bewahrt und vikariierend eintrit für die Hautäste der anderen Branchialnerven.

Amphioxus.

Betrachten wir von diesen Gesichtspunkten aus den vorderen Teil des Markes von *Amphioxus*, dann kann es uns nicht wundern, dort in der Anordnung der Hinterwurzeln in dem der Oblongata entsprechenden

Abschnitt Verhältnisse zu finden, welche noch viel mehr denjenigen der dorsalen Rückenmarkswurzeln ähnlich bleiben, weil ein wirklicher Kiemenbogenapparat und ein Vestibularorgan hier fehlt.

Gerade dadurch ist es aber nicht leicht, ja ganz unmöglich, die Nerven nach ihrem Bau und ihrer Funktion zu trennen und wird die Numerierung der Nerven dieses Tieres vom Kopf bis zum Schwanz in *einer* Reihe vorgenommen, ohne daß man von Oblongata und Rückenmarksnerven spricht.

In dieser Numerierung wird der unpaare Riechnerv nicht mitgezählt und wird der Nerv, der ventral vor dem Infundibulum eintritt (siehe Fig. 42) als I. Nerv bezeichnet.

Wie wir später sehen werden, müssen wir diesen Nerven, der bei Amphioxus überwiegend somatosensibel [1]) ist, mit van Wyhe als *Nervus terminalis* betrachten.

Er ist jedoch den somatosensensiblen Fasern, welche hinter dem Infundibulum dorsal eintreten, völlig analog, und sein ventraler Eintritt ist einfach dem Umstande zu danken, dasz die sensible Flügelplatte des Nervensystems frontal die Basis des Gehirns erreicht (Kap. VIII, Fig. 408).

Der darauf folgende Nerv II der Autoren tritt *dorsal* und *hinter* dem Infundibulum ein. Er ist ebenfalls rein sensibel, versieht wie der vorige die Haut des Rostrums und eines Teiles der sog. „dorsalen Flosse" und ist meistens ungleich in seiner Entwicklung auf der linken und rechten Seite, entsprechend der Asymmetrie dieses Tieres.

Dieser Wurzel entspricht auch keine ventrale Wurzel und auch führt sie keine viszerosensiblen und viszero-motorischen Fasern. Sie tritt *vor dem zweiten Myotom* in das Gehirn und ist auf Grund davon als das Homologon des frontalsten Dorsalnerven der Kranioten: des R. ophthalmicus profundus Trigemini [2]), der ebenfalls vor dem zweiten Myotom eintritt (van Wyhe), zu betrachten.

Der hinter dem Nerv II der Autoren und hinter dem zweiten Myotom austretende Nervus III (dem bereits eine ventrale motorische Wurzel entspricht) wäre dann das Homologon des Radix maxillo-mandibularis Trigemini. Er führt neben Haut- auch viszerale [3]) Fasern.

Die kaudal von ihm eintretenden Hinterwurzeln von Amphioxus sind in Prinzip ähnlich, und es ist warscheinlich, daß wir in jenen Wurzeln

[1]) Nach Kuchin ist er rein somatosensibel nach Langerhans und van Wyhe führt er periphere Ganglien viszeraler Natur.

[2]) Der Nervus ophthalmicus profundus und der *N. terminalis* sind die einzigen frontal vom dem zweiten Myotom abgehenden Nerven. Der bei Ammocoetes von Tretjakoff, bei den Vögeln von Platt beschriebene N. thalamicus (dort auch von Mesdag gesehen) is nirgends konstant und warscheinlich ein Rest des Ophthalmicus profundus, der die kaudale Verschiebung nicht mit machte, welche dieser Nerv bei allen Kranioten in der Ontogenese erfährt, in dem er sich dem N. maxillo-mandibularis Trigemini anschließt.

[3]) Nur viszero-sensible, keine viszero-motorische, weil die Kiefermuskulatur fehlt.

der sog. Buccal- und der (Peri-) Branchialregion dieses Tieres (etwa 36) die Urzustände der bei den Kranioten hinter dem Trigeminus liegenden Branchialnerven Sensu str. zu sehen haben, umsomehr, als sie bereits bei Amphioxus einen starken viszeromotorischen Zweig nach der quergestreiften peribranchialen Atmungsmuskulatur dieses Tieres (Mm. transversi) abgeben.

Die Bedeutung jener (etwa 36) hinter dem N. III eintretenden Hinterwurzeln für den Atmungsmechanismus und die infolge dessen erhebliche Entwicklung ihrer viszerosensiblen und viszeromotorischen Komponenten zeigt uns den Weg, welchen diese zukünftige Oblongatawurzeln bei der Ausbildung des mächtigen Kiemenapparates der Kranioten nehmen, wo deren weitere Ausbildung außerdem durch die Entwicklung der Sinnesorgane des Vestibularis und Lateralis kompliziert wird.

Bei Amphioxus sind aber noch keine besonderen Kopfsinnesorgane des Vestibularis und Lateralis entwickelt, welche zu einer Spezialisierung und Hypertrophie der Hautäste Anlasz geben können, und auch fehlt dort die Hypertrophie der Schleimhautfasern, welche erst mit der Entstehung des eigentlichen Kiemenbogenapparates auftritt.

In Übereinstimmung mit der Tatsache, daß die Hinterwurzeln in dieser Region noch nicht die Hypertrophie aufweisen, welche sie bei den Kranioten kennzeichnet, ist auch die seitliche *Ausbuchtung des sensiblen Oblongata-Areales, welche die Bildung des Ventriculus rhomboidalis der Kranioten veranlaßt* (Ingvar) *bei Amphioxus noch nicht oder kaum eingetreten*, und ist die entsprechende Region bis zu dem dritten Dorsalnerven (N. IV. Aut.) ein geschlossenes Rohr.

Auch bei Myxinoiden liegt der Calamus noch sehr frontal, etwa auf dem Niveau des N. Facialis (Röthig, Black).

Bei Amphioxus ist die Übereinstimmung der sog. peribranchialen Nerven mit den kaudaleren Dorsalnerven außerdem sehr groß infolge ihrer starken Hautkomponenten und der Konstanz von mit ihr korrespondierenden (aber nicht mit ihr verbundenen) Ventralwurzeln.

Diese Übereinstimmung macht es schwer, einen erheblichen Unterschied zwischen den frontalen und den kaudalen Hinterwurzeln des Markes zu ziehen, sodaß ich die vordern gemischten dorsalen Wurzeln am liebsten als *Branchio-spinale* Nerven bezeichnen möchte.

Bei den Kranioten findet eine Reduktion des hintern Abschnittes der (Peri-)Branchialgegend statt, deren Elemente *sich der Darmwandung zugesellen dürften*. Infolge dessen gehen die hintern branchiospinalen Nerven verloren, oder es bleiben von ihren viszeralen Komponenten nur wenige Fasern übrig, denen eine Bedeutung für die Eingeweide zukommt, und welche durch die mehr und mehr von der Außenwelt abgeschlossene Funktion des vordern Darmabschnittes zu sympathischen Systemen mit sehr verkümmerten sensiblen Komponenten werden.

Der vordere Abschnitt der Branchialgegend erfährt jedoch bei den Kranioten eine Hypertrophie seiner viszeralen Bestandteile, infolgedessen die hinter den beiden Trigeminuswurzeln (N. II und III von Amphioxus) austretenden Dorsalwurzeln durch Zunahme der Schleimhautfasern und durch die Entwicklung der Branchialmuskelnerven sich weiter ausbilden und zu der Entstehung des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus führen.

Wieviele Dorsalwurzeln von Amphioxus in der Bildung dieser Nerven aufgehen, ist nicht zu sagen[1]) und ist sicherlich für die verschiedenen Kranioten nicht gleich.

Was den hintersten dieser Nerven, den Vagus, anbelangt, ist zu betonen, daß die stets fortschreitende Atrophie kaudaler Branchialbogen (deren man bei den Myxinoiden noch 13, bei Petromyzon 8, bei Heptanchus 7, Hexanchus 6 und den andern Plagiostomen 5 zählt) mit einer stets weiter schreitenden Reduktion seiner Wurzeln zusammengeht, welche aber ihre Verwandtschaft mit den Dorsalwurzeln des Rückenmarkes auch noch dadurch zeigen, daß die kaudalsten Bündelchen derselben manchmal einen Austritt aufweisen, der in der direkten Verlängerung der Austrittslinie der hinteren Rückenmarkswurzeln liegt.

Die sensiblen Wurzeln des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis. Der Geschmack.

Finden wir in dem *Trigeminus* (N. II und III) bei *Amphioxus* und namentlich bei den *Kranioten* die ausgesprochene Tendenz eine überwiegend somatosensible Rolle zu spielen für die Tastempfindungen des Kopfes (S. 317), so haben der *Vagus*, der *Glossopharyngeus* und der *Facialis* der Kranioten dagegen außer der *viszeralen Sensibilität* und ihrer bei den höhern Wirbeltieren stets kleiner werdenden Somatosensibilität noch eine Funktion zu erfüllen, welche nur diesen Branchialnerven zukommt: die Perzeption des *Geschmacks*.

Dadurch entsteht nun auch ein qualitativer Unterschied zwischen den hintern Branchialnerven (dem Vagus, Glossopharyngeus und Facialis) einerseits und dem Trigeminus andererseits, welches mich veranlaßt, die ersten drei Nerven zusammen zu behandeln, um dann am Schluß dieses Kapitels den Trigeminus zu besprechen, der auch in andern Hinsichten eine Sonderstellung unter den Branchialnerven einnimmt.

Da der Besitz von Geschmacksknospen diesen drei Nerven eine besondere Bedeutung gibt, werde ich mit einer kurzen Skizze jener Knospen und ihrer Verbreitung bei den verschiedenen Wirbeltieren anfangen.

[1]) Die Tatsache, daß die Vorderspitze der Leberanlage, welche bei den Kranioten gleich hinter die Kopfregion fällt, hier etwa mit dem neunten Nerven korrespondiert, gibt uns vielleicht einen Anhaltspunkt. (VAN WYHE).

Die *Geschmacksknospen* oder *-Becher* (Fig. 122) sind mit einer geschlossenen Blumenknospe zu vergleichen, weil sie in der Mitte breit sind und sich nach oben und unten zuspitzen.

Drei Zellarten nehmen an ihrem Aufbau teil: Sinneszellen, Stütz- oder Deckzellen und Basalzellen. Die Basalzellen umgeben den Becher nur an der untern Seite. Die eigentliche Geschmacksknospe besteht aus den *Geschmackszellen* und den *Stützzellen. Beide sind ungefähr gleich lang* und dehnen sich durch die ganze Tiefe des Bechers aus. Die erstgenannten sind oft schmäler als die letzteren und weisen nur an der Stelle, wo der Kern liegt, eine Verdikkung auf.

Jede Geschmackszelle trägt einen Stift, sodaß der Eingang zum Geschmacksbecher — der Geschmacksporus — mit einem Stiftchensaum umgeben ist.

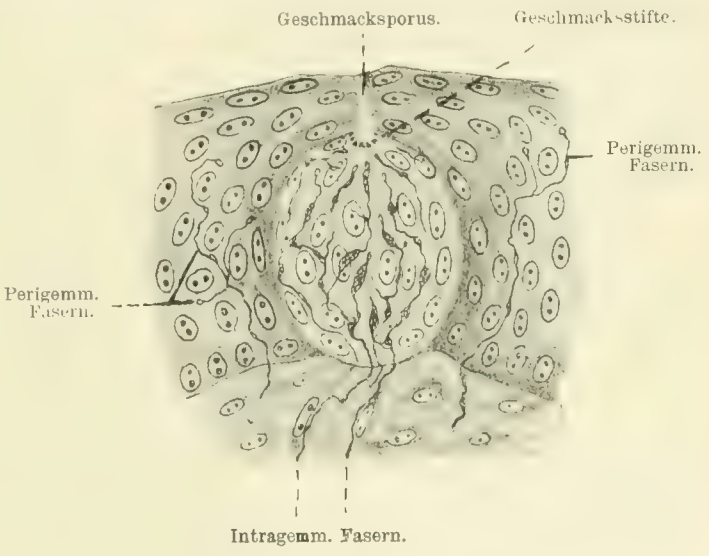


Fig. 122. Geschmacksbecher in der Zunge des Igels; n. BOEKE.

Die Geschmackszellen sind reine Sinneszellen, keine Sinnesnervenzellen, denn sie entbehren eines eferenten Ausläufers. Die von ihnen perzipierten Reize werden weitergeführt durch Ausläufer sensibler Nerven. Diese Nerven dringen in die Geschmacksknospe ein *(intragemmale Fasern)* und enden um die Neuroepithelzellen, teilweise wachsen sie in die Zellen ein (BOEKE).

Andere, *perigemmale Fasern* umgeben den Becher.

Dieses Aufbauprinzip ist bei allen Wirbeltieren (außer bei Amphioxus, dem Geschmacksknospen fehlen) zu finden, obwohl die äußere Form, namentlich die Breite des Bechers, sehr verschieden ist. So findet man bei den Vögeln z.B. ganz schmale Becher, bei den Amphibien und Säugern breitere. Auch ist der Umfang des äußern Geschmacksporus sehr verschieden.

Von größerer Wichtigkeit ist die verschiedene Verbreitung der Becher bei den verschiedenen Wirbeltieren.

Ursprünglich entodermaler Herkunft (JOHNSTON) können die Becher sich sehr weit verbreiten und große ektodermale Gebiete besetzen.

Bei der Larve des *Neunauges* finden sie sich nur in dem Pharynx und

in den Kiemenhöhlen, bei dem ausgewachsenen Tiere jedoch auch auf der äußeren Haut. Bei den *Plagiostomen* bleiben sie auf den Pharynx und die Mundhöhle beschränkt, soweit bis jetzt bekannt ist, aber bei den *Ganoiden* und *Teleostiern* dehnen sie sich oft über den Kopf und (bei vielen Teleostiern) auch auf den Körper aus, wodurch die Zahl der Becher, namentlich bei Bodenfischen (wie Siluroiden), eine sehr große wird und viele Zehntausende betragen kann (Herrick u. A.).

Diese Geschmacksknospen der äußeren Kopf- und Körperhaut werden immer von einem Facialisast *(Nervus recurrens facialis)* innerviert (Fig. 126).

Oberhalb der Fische hört aber die Verbreitung der Geschmacksknospen auf der äußeren Haut auf.

Bei den Amphibien, besonders bei den geschwänzten, ist ihre Zahl in der Mundhöhle und Pharynx noch sehr groß. Dort entwickelt sich zuerst eine muskulöse Zunge, welche hier, aber hauptsächlich bei den höhern Tieren, eine bedeutende Rolle als Explorationsorgan des Geschmacks spielt.

Eine Reduktion des Geschmacks, welche mit dem Landleben eintritt, wird bei *Reptilien* gesehen.

So ist die Zunge der Schlangen nicht in erster Linie ein Geschmacksorgan, sondern vielmehr ein Tastorgan. Doch kommen an ihrem Hinterrande, wie auch am Gaumen zahlreiche Geschmacksbecher vor.

Die Zunge des Alligators soll nur spärlich mit Geschmacksknospen versehen sein (Bath) und auch bei diesen Tieren sollen sich die Geschmacksknospen hauptsächlich bei dem Pharynx und an den Choanen befinden.

Bei den *Schildkröten* fand Tuckerman aber eine ziemlich große Zahl Geschmacksknospen auf der Zunge, sowohl an deren vorderer als deren hinterer Hälfte und ähnliches erwähnen Merkel und Leydig über die *Saurier*.

Die größte Atrophie des Geschmacks findet bei den Vögeln statt. Die teilweise verhornte Zunge dieser Tiere ist sehr spärlich mit Geschmacksknospen versehen, welche dort nur noch an der Zungenwurzel vorkommen. Etwas mehr finden sich auf dem Palatum in der Nähe der Choanen, an dem Pharynx und der hintern Seite der Epiglottis. Bei einigen Vögeln finden sich auch noch welche an dem Unterkieferrand.

Alles zusammengenommen ist jedoch die Zahl der Geschmacksknospen sehr gering und variiert von 40 bis 60. Nur bei den Papageien können bis 400 vorhanden sein (Bath).

Die eigentliche Entwicklung des Geschmacks als spezielles Sinnesorgan der Zunge kommt erst bei den *Säugern* vor. Obschon bei den meisten Säugetieren das Palatum, der Pharynx und die hintere Seite der Epiglottis und sogar bisweilen der Larynx auch Geschmacksbecher besitzen, ist deren Zahl im Vergleich zu denjenigen der Zunge doch außerordentlich klein. Namentlich die Papillae fungiformes, und — bei den Rodentiern — die Papillae foliatae, dann die Papillae circumvallatae sind exquisite Sammelplätze derselbe.

Ihre Zahl ist in den einzelnen Ordnungen sehr verschieden.

Poulton berechnet sie für die größern Marsupialier auf etwa 10000. Bei der kleinen Fledermaus fand Tuckerman immerhin noch etwa 800, beim Eichhorn 4000 bis 6000, bei dem Hasen 9000, Kaninchen 17000, Schwein und Geißbock 15000, beim Schaf 10000 und beim Rind bis 35000. Beim ausgewachsenen Menschen sollen etwa 9000 Geschmacksknospen vorhanden sein.

Hierbei ergibt sich die interessante Tatsache, daß beim Säugling die fungiformen Papillen mehr entwickelt sind als beim Erwachsenen, wo die (auch phylogenetisch rezentere) Pap. circumvallatae dann mehr Geschmacksknospen führen, während die fungiformen Papillen teilweise verhornen. Auch die beim Säugling noch vorhandenen Geschmacksknospen auf der Innenseite der Backen atrophieren später (Stahr).

Im allgemeinen findet man also bei den Säugetieren eine große Vermehrung der Geschmacksknospen im Vergleich zu den Reptilien und Vögeln.

Dabei muß betont werden, daß bei den Säugern speziell die Zunge als Explorationsorgan des Geschmacks auftritt, eine wichtige Tatsache, die auch in dem Bau der bulbären Geschmackszentren zur Geltung kommt.

Mit Hinsicht darauf, daß die Fische im allgemeinen so enorm viel Geschmacksknospen haben, ist die Tatsache befremdend, daß die Zetazeen — welche doch auch aquatile Tiere sind — so wenige besitzen. Rawitz fand, daß die Geschmacksbecher der Zetazeen, wenigstens bei Delphinus delphis, fehlen. Eigentümlich ist es auch, daß bei denselben Tieren der Nervus olfactorius fehlt.

Was die Physiologie des Geschmacks und den Unterschied zwischen dem letztern und dem *chemischen Sinn* der freiendenden Hautnerven anbelangt, sei folgendes erwähnt:

Wir wissen seit längerer Zeit, daß die somatischen (Haut-)Nerven eine Empfindlichkeit haben, welche als *„chemischer Sinn"* bekannt ist und die nur bei der Verhornung der Haut verloren geht.

Bei einem Tier, welches auf der äußern Körperhaut keine Geschmacksknospen hat [1]), wie z. B. die Larve des Neunauges, ein Haifisch oder ein Frosch, ist die Haut doch empfindlich für Salze, Alkalien, Säuren und Amara (nicht für Zucker).

Auf diese Stoffe reagiert das Tier (namentlich der Fisch) gewöhnlich am stärksten, wenn der Stoff auf den Kopf appliziert wurde; der Schwanz und die Gliedmaßen sind weniger empfindlich und der Rumpf am wenigsten.

Diese Empfindlichkeit für chemische Eindrücke ist an freie Endigungen der Hautnerven gebunden, denn besondere rezeptive Körperchen kommen bei solchen Tiere nicht vor, und außerdem ist der chemische Sinn dort

[1]) Bei Tieren, welche Geschmacksnerven auf der äußern Haut haben, wie die siluroiden Fische, bleibt diese Funktion der äußern Haut auch bestehen, wenn der Nerv für die Geschmacksbecher durchschnitten wird, so daß auch hier offenbar die gewöhnlichen spinalen Hautnerven eine chemische Empfindlichkeit besitzen.

am besten entwickelt, wo die meisten sog. freien Endigungen vorkommen.

Man sollte meinen daß das Tier nur auf die Berührungs empfindung reagiere, welche der Tropfen Säure oder ein anderer Stoff bei der Berührung der Haut verursacht. Diese Möglichkeit wurde aber bereits als unwahrscheinlich erwiesen durch die Versuche VAN WAYENBURG's, der nachweisen konnte, daß die Schwankungen in den von chemischen Reizen hervorgerufenen Reflexen parallel mit der Konzentration der angewandten Stoffe ist und nicht mit ihrem dabei ganz oder ziemlich gleichbleibenden taktilen Einfluß.

Dieser Autor war der erste, der (bei Fröschen) nachwies, daß die Empfindlichkeit der Haut für chemische Einwirkungen dem Gesetze von WEBER und FECHNER unterliegt und in dieser Hinsicht den andern Sinnesqualitäten analog ist. Bei einer geometrischen Steigerung der chemischen Reize (wobei der taktile oder Temperatureindruck der damit zusammenging, annähernd gleich blieb) wurde eine arithmetische Steigerung der Reflexe beobachtet.

Daß es sogar wahrscheinlich nicht dieselben freien Nervenendigungen sind, die diese Empfindung und das Berührungsgefühl übermitteln, wurde von PARKER und SHELDON betont, welche fanden, daß bei Applikation von Kokain die Haut zuerst für die taktilen Reize und später für diese chemischen Reize gefühllos wird. Ein ähnlicher Versuch lehrt uns auch, daß allgemeine chemische Empfindlichkeit etwas anderes ist als Geschmacksempfindung. Die Geschmacksempfindung wird nämlich nicht später, sondern eher betäubt als die Taktilität.

Wir finden also hierin schon einen Beweis, daß der chemische Sinn der Haut und der Geschmackssinn verschiedene Sinne sind, obgleich bei beiden die Reizstoffe und deren Konzentration dieselben sein können, (nur für Süß ist der chemische Sinn nicht zugänglich) und bei beiden die negativen Ionen es sind, welche den Reiz bestimmen.

Ein größerer Unterschied zwischen beiden zeigt sich in ihrem physiologischen Charakter in dem Umstande, daß die Reflexe, welche der chemische Sinn auslöst, immer negative, d.h. Abwehrreflexe sind (VAN WAYENBURG, HERRICK), was mit der Lehre SHERRINGTON's im Einklange steht, daß die freien Endigungen in der Haut meistens eine nozirezeptive Funktion haben. (Vergl. jedoch auch S. 35 der Einleitung.)

Ganz anders nun sind die Reflexe, welche von den Geschmacksbechern ausgelöst werden.

Versuche welche C. J. HERRICK bei verschiedenen Knochenfischen ausführte, zeigen, daß diejenigen Tiere, deren Körperhaut mit Geschmacksknospen versehen ist (Siluroiden, Zyprinoiden, Gadiden) auf sapide *Nahrungsstoffe* reagieren (diese suchen), wenn dieselben mit der Haut in Berührung gebracht werden, während andere Tiere, welche keine Geschmacksknospen auf dem Außenkörper haben (Prionotus, Opsanus), darauf nicht im geringsten reagieren oder den mit der Nahrung verbundenen taktilen oder chemischen Reiz entfliehen.

Parker bestätigte diese Wahrnehmung und fand, daß Fische mit durchschnittenen Geschmacksnerven—*auch wenn sie auf Salz, Lauge, Sauer und Bitter noch reagieren, nicht mehr positiv auf Nahrung reagierten.*

Doch zeigt sich bei den Nahrungsversuchen, die Eigentümlichkeit, welche von prinzipieller Bedeutung ist, daß die ungestörte Existenz der Geschmacksknospen *allein* oft nicht genügt, um die positive Reaktion hervorzurufen.

Die Nahrungsreaktion erfährt eine erhebliche Störung, wenn die Nerven durchschnitten sind, welche das betreffende Geschmacksknospenareal mit taktilen Fasern versehen, sodaß die Korrelation dieser beiden Sinne offenbar bei der Beurteilung und namentlich beim Auffinden der Nahrung (Lokalisation?) eine große Rolle spielt. (Vergleiche hierzu auch S. 316).

Diese Wahrnehmung ist eine außerordentlich wichtige und wir werden sehen, daß *diese Korrelation zwischen Geschmackssinn und Tastsinn auch in der Anatomie der Geschmackszentren und deren Verbindungen*, wozu ich jetzt übergehe, zum Ausdruck kommt.

Besonders ist dies der Fall bei denjenigen Tieren, bei denen die Geschmacksfasern und die taktillen Fasern, welche ihrem Areal zustreben, verschiedenen Nerven angehören.

Die Sensiblen Branchialnerven der Zyklostomen.

Bei den Zyklostomen ist das Verhalten von Geschmack und Berührungssinn sehr einfach, weil die Geschmacks-Regionen dort ihre taktilen Fasern wesentlich von denselben Nerven erhalten, welche auch Fasern zu den Geschmacksknospen senden.

Entsprechend ihrem Ursprunge aus den branchiospinalen Nerven von Amphioxus führen der Vagus, Glossopharyngeus und Facialis von *Petromyzon* außer Geschmacksfasern solche für den Berührungssinn und können die letzteren wieder in zwei Kategorien unterschieden werden: solche der Schleimhaut und solche der Außenhaut (somato-sensible Fasern).

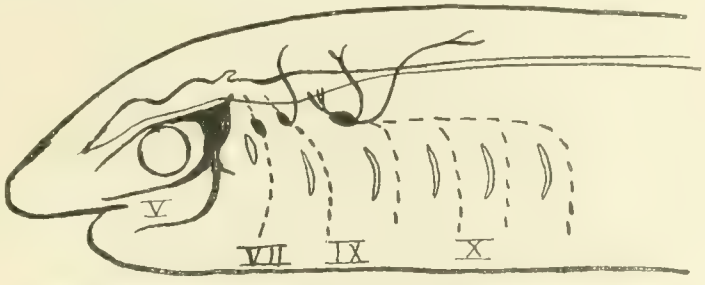


Fig. 123. Hautäste der Branchialnerven bei Petromyzon (n. Johnston). Die punktierten Linien sind Hautäste, welche bei den meisten Fischen oberhalb der Zyklostomen verschwinden.

Beim Neunauge besitzen sowohl der Vagus und Glossopharyngeus als der Facialis auch Tastsinnfasern für die Kopfhaut, wie von Johnston nachgewiesen ist (vergl. Fig. 123).

Die somatosensiblen Fasern des *Vagus* und *Glossopharyngeus* haben sowohl ihren dorsalen als ihren ventralen Ast bewahrt und verbreiten sich an der dorsalen und ventrolateralen Seite der Kiemenbogenregion.

Die sensiblen Hautäste des *Facialis* kommen aber beim Neunauge nur noch an der Oberfläche des Kopfes hinter und unter der Orbita vor. Der Dorsalast fehlt hier bereits, und sein Gebiet wird vom Trigeminus versorgt.

Die allgemein sensiblen Fasern der *Schleimhaut* sind viel reichlicher [1]) als diejenigen der Haut und verlaufen meistens zusammen mit den Geschmacksfasern.

Die drei sensiblen Komponenten jener Nerven entstammen alle den *Kopfganglien*, welche den Spinalganglien analog sind, und erreichen die Oblongata in einer gemeinschaftlichen Wurzel. In der Oblongata findet wieder eine Trennung jener Komponenten statt.

Diese intramedulläre Differenzierung geschieht in der Weise, daß die Fasern, welche von der *äußern Haut* kommen, sich dem Hauptnerven der äußern Kopfhaut, den deszendierenden Trigeminusfasern, anschließen: ein deutliches Beispiel der auf gleicher Funktion beruhenden Faseranordnung im zentralen Nervensystem (Neurobiotaxis). Sie nehmen mit dieser Wurzel einen Teil der Flügelplatte der Oblongata ein, welche mehr dorsal Octavus- und Lateralisfasern führt und wegen ihrer Bedeutung für äußere Körpereindrücke als *somatosensibles Areal* zu bezeichnen ist (siehe Fig. 120).

Die Schleimhautäste, sowohl die der allgemeinen Schleimhautsensibilität als die der Geschmacksknospen, passieren aber die deszendierende Trigeminus-Wurzel und ziehen weiter medialwärts zum Boden des vierten Ventrikels, zu dem *viszerosensiblen* Areal der Oblongata (vergl. das Schema in Fig. 120).

Diejenigen des Glossopharyngeus und Vagus enden teils auf dem Niveau ihres Eintrittes, teils mehr kaudal in einer Säule grauer Substanz in der dorsomedialen Ecke des Ventrikelbodens, den *Lobi vagi*.

Kaudal fügen sich die beiderseitigen Säulen in der Medianlinie zusammen und bilden den *Kern* der *Commissura infima*. Da dieser Zusammenschluß ziemlich bald stattfindet, dehnt sich der Lobus vagi noch eine Strecke hinter dem Calamus aus (Johnston).

Auch die Schleimhautäste des *Facialis* laufen (nachdem auch ihr kleiner Hautast an die deszendierende Quintuswurzel abgegeben ist) weiter dorsalwärts, und dürfte auch auf dem Niveau ihres Eintrittes eine geringe Zahl von ihnen enden. Die Mehrheit der Facialis-Schleimhautfasern biegt, aber oben angelangt, nach hinten um und ist zu verfolgen bis in die gemeinschaftliche sensible Säule des Glossopharyngeus und Vagus: ein zweites Bei-

[1]) Diejenigen des VII. innervieren die Sensibilität der vordern Hälfte der ersten Kiementasche, die des IX. die Innenseite der hintern Hälfte der ersten Kiementasche und die Innenseite der vorderen Hälfte der zweiten Kiementasche, während die Schleimhautfasern der Vagus die restierenden Kiemenhöhlen innervieren.

spiel von Faseranordnung und-Endigung auf Grund übereinstimmender Funktion.

Während es gelingt, die Tastfasern der Haut dieser drei Nerven gesondert in die deszendierende Trigeminuswurzel zu verfolgen, war es hier bis jetzt nicht möglich, in dem viszeralen Bündel die Geschmacksfasern und die Tastfasern der Schleimhaut getrennt nachzuweisen.

Wir werden bald sehen, daß die Tastfasern [1]) der Schleimhaut sich bei den höheren Tieren zu einem großen bis in das Rückenmark absteigenden Bündel, *Fasciculus solitarius*, verfolgen lassen.

Von einem wirklichen Fasc. solitarius (IX & X), wie er bei höhern Tieren gefunden wird, d. h. von einem *überwiegend* absteigenden Verlauf der IX- und X-Fasern auf einer *längern* Strecke ist hier aber kaum die Rede. Nur die kaudal verlaufende Strecke der sensiblen Facialiswurzel (S. o.) wäre als prävagaler Teil des Fasc. solitarius zu bezeichnen.

Als *sekundäre Systeme* dieser Nerven sind Neuronen zu erwähnen, welche im dem viszerosensiblen Grau der Oblongata entstehen und im allgemeinen einen gekreuzten, meist nach hinten gerichteten Verlauf nehmen, eine Art Bogenfaserzellen, welche hier überwiegend aborale Reflexe übermitteln. Solche gehen auch aus dem Kern der Commissura imfima hervor.

Die *motorischen Wurzelfasern* dieser Nerven treten in direktem medialem Anschluß an die sensiblen Wurzelfasern ein, entsprechend ihrem viszeromotorischen Hinterwurzelcharakter. Ihre Kerne weisen eine sehr primitive Anordung auf, welche ich in Kapitel V eingehender behandele,

Hier sei bloß erwähnt, daß diejenigen des Glossopharyngeus und Vagus etwa auf dem Niveau ihres Wurzeleintrittes eine kontinuierliche Säule bilden, medial von dem viszerosensiblen Grau, und daß der motorische Facialiskern ebenfalls eine dorsale Lage hat auf ihrem Wurzelniveau und im Anschluß bleibt an den Trigeminuskern (siehe Fig. 206).

Die sensiblen Branchialnerven der Plagiostomen.

Bei den *Plagiostomen* sind die eigentlichen Branchialnerven schon bedeutend größer als bei den Zyklostomen. Bei den primitiven Selachiern führen sie noch alle sensible Komponenten, wie beim Neunauge, d. h. Fasern für die allgemeine Sensibilität der äußern Haut, solche für die allgemeine Sensibilität der Schleimhaut und Geschmacksfasern.

Doch ist die Reduktion der somatosensiblen Fasern hier bereits weiter fortgeschritten, indem der Vagus und der Glossopharyngeus nur noch ihre dorsalen Hautäste aufweisen (Ewart, Cole und Hawkes), während der Hautast des Facialis noch kleiner geworden ist, ja vielleicht nicht bei allen Plagiostomen vorkommt.

Bei Heptanchus und Hexanchus ist er — nach meinen Erfahrungen über das zentrale Verhalten der Facialiswurzel bei diesen Tieren — noch vorhanden. Sein

[1]) Wenn hier und in den folgenden Zeiten von „Tast"fasern gesprochen wird sind damit alle Qualitäten des einfachen Hautsinnes gemeint.

peripheres Verhalten konnte ich, wegen Mangels an geeignetem Material, nicht ermitteln.

Bei Chlamydoselachus aber fand Merrit Hawkes einige kleine Äste des VII. zur ventrolateralen Haut gehend.

Bei Heptanchus und Hexanchus gelang es mir, die viszeralen und somatischen Komponenten getrennt nachzuweisen.

In Fig. 124 A ist das Verhalten des Vagus wiedergegeben (das Bild, welches der Glossopharyngeus darbietet, ist genau dasselbe).

Deutlich sieht man, wie die Wurzel sich in der Oblongata in drei Äste teilt. Die motorische Wurzel biegt medialwärts ab zu ihrem Kern (n. X. mot). Die sensible Wurzel teilt sich in zwei Systeme, wovon das eine Längsfasern bildet, welche der deszendierenden Trigeminuswurzel parallel laufen, und die nur durch den motorischen Ast davon geschieden sind. Dies ist der Hautast dieses Nerven (X sens. som. Fig. 124 A) der sich dort, wo die motorische Wurzel aus der Schnittfläche verschwindet, dem Trigeminus descendens anlegt und mit ihm absteigt.

Der viszero-sensible Ast des Vagus (X sens. visc. Fig. 124 A) endet

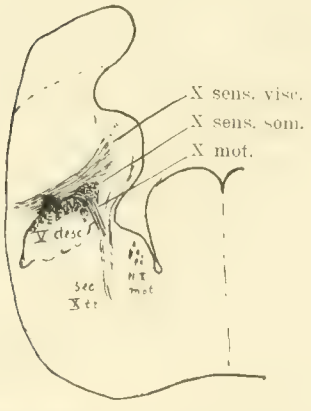


Fig. 124 A. Die verschiedenen Komponenten der Vaguswurzel bei Heptanchus.

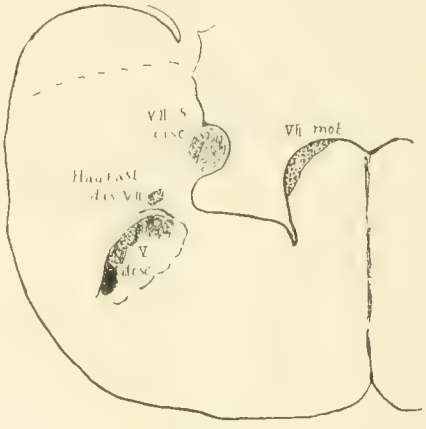


Fig. 124. B Die verschiedenen Komponente der Facialiswurzel bei Heptanchus. Man beachte die Lage des Hautastes des VII. in der Nähe des V descendens.

überwiegend auf dem Niveau seines Eintrittes, in dem mediodorsalen viszero-sensiblen Areal, dem *Lobus vagi*. In der oberen Ecke jenes Areales bilden einige Fasern ein absteigendes Bündelchen viszero-sensibler Fasern, welches als *Fasciculus solitarius* bezeichnet werden kann.

Kaudalwärts nimmt dieser primitive Fasciculus solitarius etwas an Umfang zu; er wird jedoch bei den Haien nie sehr groß.

Obschon der viszerale Ast sowohl Geschmacksfasern als allgemein sensible Fasern der Schleimhaut enthält, ist es wahrscheinlich, wie ich weiter unten begründen werde, daß die absteigenden (Fasciculus solitarius-)

Fasern überwiegend allgemeine Fasern der Schleimhaut sind, während die Geschmackskomponenten hauptsächlich eine direkte Endigung besitzen.

Die sensible *Facialiswurzel*, welche viel weiter frontal die Oblongata erreicht, strebt nach Eintritt in die Oblongata ebenfalls in dorsaler Richtung, teilt sich aber in der Nähe der deszendierenden Quintuswurzel in zwei Äste, von denen einer, offenbar der Hautast jenes Nerven, kaudalwärts sich mehr und mehr dem deszendierenden Trigeminus anschließt (Fig. 124 B). Ein größerer, mehr feinfaseriger Teil der Wurzel, zieht jedoch zum Boden des vierten Ventrikels und verläuft, eine Erhebung des Ventrikelbodens bildend, nach hinten, um in demselben Kern zu enden, in dem auch der sensible viszerale Glossopharyngeus endet.

Dieser prävagale Teil des *Fasciculus solitarius*, d. i. die deszendierende viszero-sensible Facialiswurzel, ist gut entwickelt und (Fig. 125) sogar makroskopisch in dem Ventrikelboden sichtbar.

Die Säule grauer Substanz, worin die viszero-sensiblen Fasern dieser drei Nerven enden, bildet eine Reihe von Erhöhungen, welche sich kaudalwärts fast bis zu dem Calamus scriptorius ausdehnen (Fig. 125).

Mikroskopisch läßt sich diese Säule noch weiter nach hinten verfolgen; sie geht an dem Calamus scriptorius in den unpaaren *Kern* der *Commissura infima* über.

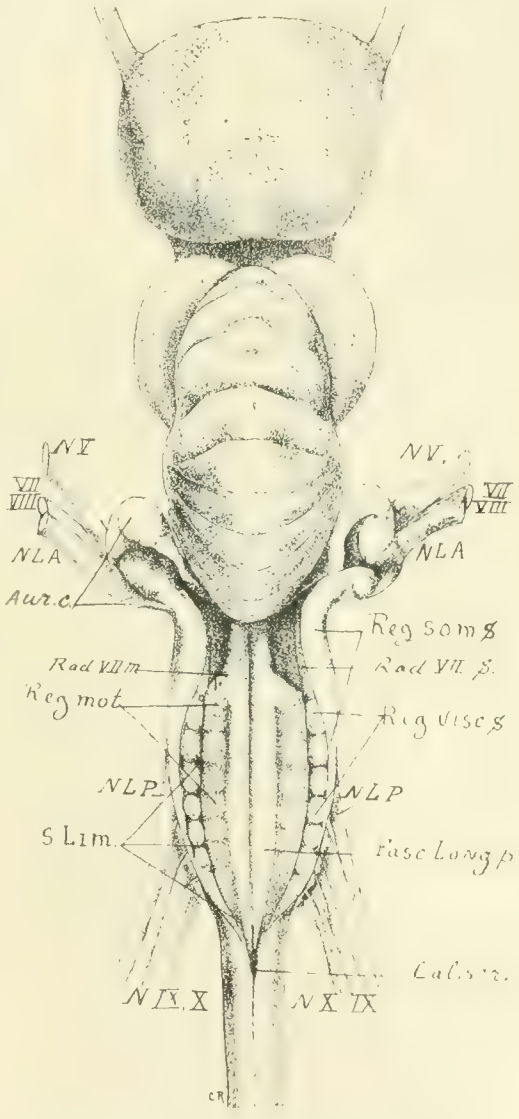


Fig. 125. Obere Ansicht der Oblongata eines Haies (Carcharias glaucus). Die Tela Chorioidea ist entfernt.

Zusammenfassend finden wir somit auch bei den Haien, daß die Hautäste der eigentlichen Branchialnerven sich dem Trigeminus descendens anschließen, und daß von den viszeralen Ästen diejenigen des Facialis zu den Lobi vagi absteigen, während diejenigen des Glossopharyngeus und Vagus hauptsächlich enden auf dem Niveau des

Wurzeleintrittes und nur sehr wenige davon einen absteigenden *Fasciculus solitarius* bilden.

Obschon wir auch hier zentral keinen Unterschied zwischen Geschmacksfasern und Tastfasern der Schleimhaut machen können, dürfen wir es doch als wahrscheinlich erachten, daß der größere Umfang der Oblongatakerne speziell der Vermehrung der Geschmacksorgane zu danken ist, da die allgemein sensiblen Fasern bei den Haien relativ nicht eine so große Vermehrung aufweisen.

Aus dem Kern der Commissura infima, namentlich aber aus der viszerosensiblen Kernsäule der Oblongata, gehen Reflexfasern zu den naheliegenden, motorischen VII-, IX- und X-Kernen und andere in ventraler Richtung, deren weiterer Verlauf und Endigung noch nicht bekannt ist, sich aber vermutlich zu deszendierenden, größtenteils kreuzenden Fasern für lokale und aborale Reflexe gestalten (Fig. 124 A, sec. X tr.).

Die motorischen Vagus-, Glossopharyngeus- und Facialis-Wurzelfasern, welche in Kapitel V ausführlicher behandelt werden (vergl. Fig. 212), treten auch bei den Plagiostomen direkt medioventral von den sensiblen Wurzeln ein.

Während aber bei den Zyklostomen nur die motorischen IX- und X-Kerne sich auf dem Niveau des viszerosensiblen Hauptkernes fanden und der motorische Facialiskern die ursprüngliche Lage auf dem Niveau seines Wurzeleintrittes beibehalten hat, ist bei den Haien — infolge der mächtigeren Entwicklung des kaudalen sensiblen VII-Kernes — auch der motorische VII-Kern rückwärts gewandert (Neurobiotaxis) und bildet eine kontinuierliche Zellreihe mit denjenigen des motorischen Glossopharyngeus und Vagus.

Die hierzugehörige Kiemenbogenmuskulatur steht dadurch in ihrer Totalität unter dem direkten Einfluß der Kiemenbogensensibilität, wovon der Geschmack ein wichtiger Bestandteil ist, weil die Qualität des Atemwassers dadurch beurteilt wird.

Die sensiblen Branchialnerven der Teleostier.

Die Reduktion in den *somato-sensiblen Komponenten* der Branchialnerven, welche bei den Haien schon mehr ausgeprägt war als bei den Zyklostomen, geht bei den *Ganoiden* und *Teleostiern* — wahrscheinlich infolge der Entwicklung eines Kiemendeckels (Operculum) bei diesen Tieren — noch weiter.

Nicht nur der *Hautast* des Facialis, auch derjenige des Glossopharyngeus geht hier verloren. Nur der dorsale Hautast des Vagus bleibt und innerviert die Okzipetalregion des Kopfes und den obern Teil des Operculums. Die übrige Kopfhaut wird vom Trigeminus innerviert.

Bei manchen dieser Tiere dehnen sich die ursprünglich nur viszeralen Geschmacksfasern weit über den Kopf, bei einigen sogar über den Rumpf aus und erhalten dadurch eine somatische Funktion.

Obschon beim ausgewachsenen Neunauge bereits einige Geschmacks-

becher auf der Kopfhaut gefunden werden, fängt die Verbreitung der Geschmacksknospen auf dem Außenkörper erst recht bei den Ganoiden an, und die größte Ausdehnung findet sich bei den Knochenfischen, namentlich bei den Zyprinoiden und Siluroiden, wo das vordere Geschmacksareal des Mundes sich über den Kopf und seine Anhänge, bei den letztgenannten auch über den Körper bis fast zum Schwanz erstreckt.

Wie bereits gesagt, ist diese Vergrößerung des proximalen Geschmacksareales über Kopf und Körper immer mit einer Hypertrophie der sensiblen Facialiswurzel (nicht mit einer Hypertrophie des Glossopharyngeus und Vagus) verbunden (siehe Fig. 126).

Da übrigens auch die inneren Geschmacksknospen bei manchen dieser Tiere erheblich vermehrt sind (Palatumorgan), findet man hier auch oft eine Vergrößerung der sensiblen Glossopharyngeus- und Vaguswurzel.

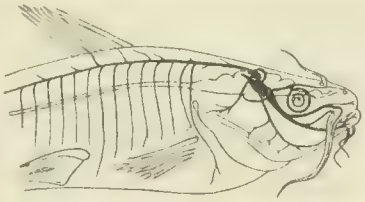


Fig. 126. Ausbreitung der Facialis-Geschmacksfasern auf die äußere Haut von Ameiurus melas; n. C. J. Herrick.

Daß die Hypertrophie dieser drei Nerven wirklich eine Folge der Vermehrung der Geschmacksknospen ist und nicht auf einer Vermehrung des allgemeinen viszeralen Berührungssinnes beruht, ist außer Zweifel, weil eben eine solche Vermehrung der allgemeinen freien Endigungen nicht gefunden wird und wohl die Zahl der Geschmacksbecher sehr zugenommen hat (Herrick).

Die auffallende Vermehrung der Geschmacksknospen des Facialis auf der äußeren Körperhaut ist Ursache, daß die Fasern dieses Nerven sich in Gebieten ausdehnen, deren gewöhnliche Taktilitätsreize von andern Nerven übermittelt werden, ein wichtiger Punkt, der auch in der Anordnung der Zentren und deren Verbindungen eine Rolle spielt.

Das Gebiet, dessen Areal Geschmacksfasern vom Facialis enthält, ist an erster Stelle das Trigeminusgebiet, für die Gadiden außerdem das zervikale Sensibilitätsgebiet der vordern Flossen und für einige Siluroiden das spinale sensible Gebiet, wie z. B. bei Ameiurus melas der Fall ist, wo die sensible Facialis-Wurzel (siehe Fig. 126) sich über die ganze Körperoberfläche ausdehnt, ebenso wie bei Silurus glanis. (R. *recurrens facialis*).

Infolge der erheblichen Vermehrung der Geschmacksfunktion weisen ganz bestimmte Areale der Oblongata eine enorme Vergrößerung auf (siehe Fig. 127 A und B), welche darauf hindeutet, daß es namentlich die lokalen Oblongatazentren sind, welche die Zentren des Geschmacks darstellen und nicht die Fasern des Fasc. solitarius, welche hier nicht vermehrt sind.

Ich werde die zentralen Verhältnisse bei einigen Tieren, wo sie am auffallendsten sind, kurz besprechen und wähle dazu die besonders von

Herrick studierte Gruppe der Zyprinoiden und Siluroiden, die auch von Berkelbach v. d. Sprenkel und von mir darauf untersucht wurden.

Wie Fig. 128 zeigt, schließen sich die Hautfasern des *Vagus* (Rad. X som. sens. Fig. 128) bei Tinca bald nach ihrem Eintritt dem Trigeminus descendens an, wobei sie das motorische Wurzelbündel jenes Nerven (Rad. X mot.) kreuzen. Die viszero-sensiblen Vagusfasern (wie die Glossopharyngeusfasern) steigen dorsalwärts empor und endigen in einer als *Lobus Glossopharyngei et Vagi* bezeichneten halbmondförmigen Verdickung der Oblongata.

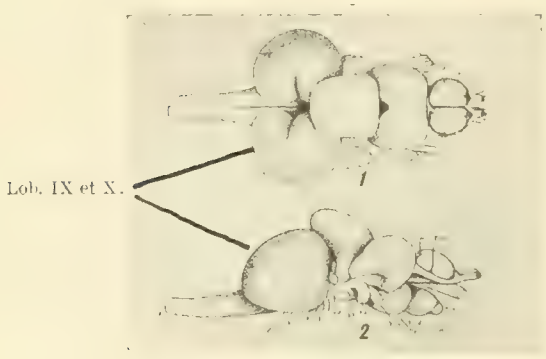


Fig. 127 A. Oben- und Seitenansicht des Gehirnes von Carpiodes velifer n. C. L. Herrick.

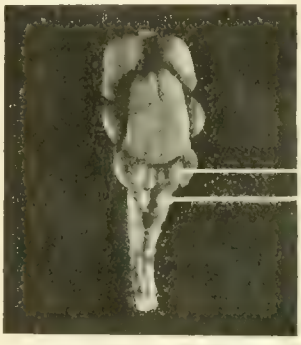


Fig. 127 B. Dorsalansicht des Gehirnes eines Siluroiden: Malapterus electricus.

Da speziell die peripheren (kapsulären, in meinen Schnitten etwas dunkler gefärbten) Fasern (Fig. 128. Rad. X visc. sens. p. ext.; Fibr. caps.) bei der Vermehrung der Geschmacksknospen zunehmen, ist es wahrscheinlich, daß diese den Geschmacksfasern entsprechen, und daß die weniger zahlreichen zentralen Fasern (Fig. 128 R. visc. sens. p. int.) taktile Schleimhautfasern sind (Herrick).

Während also der lokale Oblongatakern des Vagus hier ganz mächtig ist, sind die absteigenden viszeralen IX- und X-Fasern (Fasciculus solitarius) auch bei diesen Fischen nur wenig entwickelt [1]).

Der Eintritt des *sensiblen Facialis* findet, im Gegensatz zu den Zyklos-

[1]) Ein absteigender Charakter kommt hier unter den IX. und X. Fasern eigentlich nur einigermaßen in dem sensiblen Glossopharyngeus zum Ausdruck, welche (wenigstens bei einigen Teleostiern) etwas absteigt, bevor sie ihren Endkern erreicht.

Kaudal von dem Kern der Commissura infima ist ein feinfaseriges Bündel zu verfolgen, welches bis etwa zum Niveau des ersten Spinalnerven in der parazentral gelegenen Säule grauer Substanz sich auflöst; aber es handelt sich dabei wahrscheinlich nicht um ein absteigendes Wurzelbündel des X. oder XI., sondern um sekundäre Fasern wie bei Petromyzon.

tomen und Haien, bei manchen Teleostiern nicht in direktem Anschluß an die motorische Wurzel jenes Nerven statt, sondern oft frontaler und dorsaler, sodaß zahlreiche Vestibularisfasern ihn von der motorischen Facialis-Wurzel trennen.

Bei manchen Siluroiden (siehe Fig. 356 und 357 Arius) ist der Eintritt der sensiblen VII. Wurzel so weit nach vorne verlegt, daß sie sich der sensiblen V. Wurzel anschließt. (Stannius, Herrick und Berkelbach van der Sprenkel.)

Seine Fasern streben in schräger Richtung dorsal- und kaudalwärts und enden, wie bei den Plagiostomen, in einem Kern, der immer bedeu-

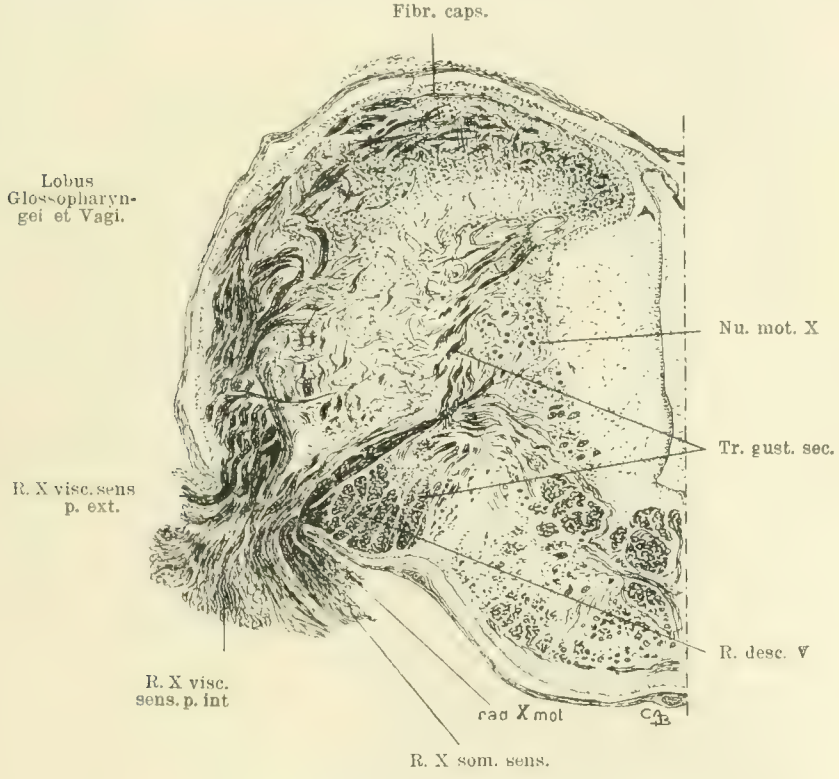


Fig. 128. Verschiedene Komponenten der Vaguswurzel bei Tinca (Zyprinoïde).

tend kaudal von dem Eintritte der Wurzel liegt, dessen Lage jedoch bei den verschiedenen Teleostiern verschieden ist.

Die verschiedene Lage jenes Kernes ist eine Folge der Verschiedenheit in den peripheren Verästelungen des Nerven. Bei den Zyprinoiden und Siluroiden ist der Kern von dem Lobus Glossopharyngei et Vagi ziemlich unabhängig; er liegt größtenteils frontal davon (Fig. 127 B und 131). Bei den Zyprinoiden ist der mächtige Kern der beiden Seiten in der Mittellinie verschmolzen und schließt als *Tuberculum impar* den vierten Ventri-

kel nach oben ab, während er an seiner hintern Seite schalenförmig von dem Lobus Glossopharyngei et Vagi umfaßt wird. (Vergl. Fig. 129 A und B).

Bei den Siluroiden kommt eine solche Verschmelzung in der Mittellinie nicht vor (Vergl. Fig. 130): man findet dort beiderseits manchmal sogar zwei Anhäufungen grauer Substanz, eine laterale und eine mediale, welche beide eine große Zahl von Facialisfasern aufnehmen (s.w. u.)

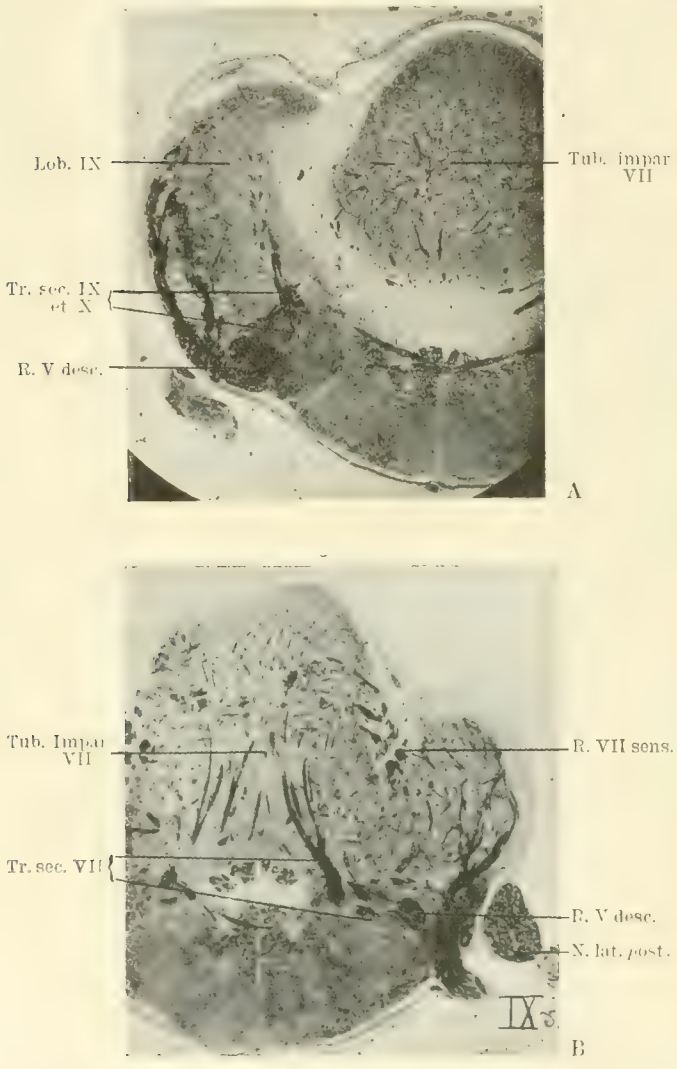


Fig. 129 A u. B. Lateral: sensibler Glossopharyngeuskern medial: das Tuberculum impar sensibilis VII bei Tinca tinca (Zyprinoide).

Der große frontale, sensible Facialiskern dieser Tiere nimmt nur die Geschmacksfasern der äußeren *Haut* auf, während die VII Fasern der *Schleimhaut* nach hinten ziehen und sich, wie bei den Haien, in den Lobus IX und X verlieren (Herrick).

Wir müssen in der Verbindung des letzten Teiles der sensiblen Facialisfasern mit dem Zentrum des Glossopharyngeus und Vagus wieder einen Ausdruck ihrer peripheren Verwandtschaft als Geschmacksfasern der Schleimhaut sehen (Neurobiotaxis).

Indessen zeigt sich bei den vorderen Kern in deutlicher Weise die Korrelation, welche zwischen dem Hautgeschmack des VII. und den taktilen Trigeminusfasern seines Areals besteht.

Dieser rein örtliche korrelative Verband (der Trigeminus führt keine Geschmacksknospen) kommt in der Oblongata in folgender Weise zum Ausdruck:

Auf dem Niveau, wo die deszendierende Trigeminuswurzel das Tuberculum impar facialis passiert, steigen von dem Trigeminus eine große Zahl von Kollateralen dorsalwärts auf und verlieren sich in einen Abschnitt des sensiblen Facialiskernes, den HERRICK als *Nucleus intermedius Facialis* bezeichnet hat, und der offenbar ein Korrelationskern zwischen diesen zwei verschiedenen Sinnesfunktionen (Geschmack und Tastsinn) desselben Areales darstelt.

Aus diesem Kern gehen Reflexfasern für die motorischen Zentren hervor.

Ein zweites Beispiel einer Annäherung zwischen Geschmacksbahnen

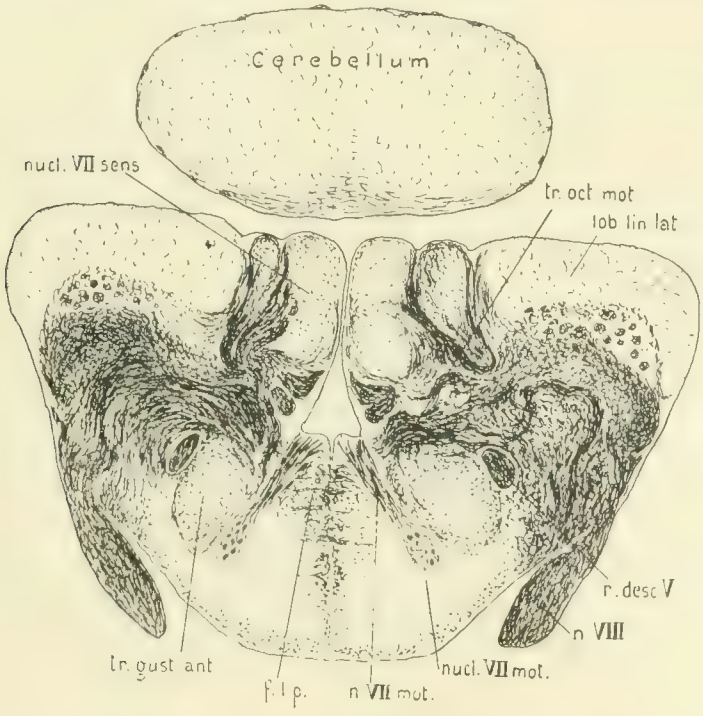


Fig. 130. Geschmackskern (Nucl. VII sens.) und vordere Geschmacksbahn (tr. gust. ant.) eines Siluroiden: Arius.
n. VAN DER HORST.

und Tastfasern wird uns gegeben durch den eigentümlichen Verlauf der *aufsteigenden sekundären Geschmacksbahn.* Diese Bahn — auch bei den Siluroïden sehr groß (Fig. 130: tr. gust. ant.) — entsteht teils aus dem Facialis - (Fig. 129), teils aus dem Vago-Glossopharyngeuskern (Fig. 128) und zwar aus der dorso-medialen [1]) Peripherie jener Kerne, wo die Geschmacksfasern enden (HERRICK).

[1]) Bei den Siluroïden (siehe Fig. 130) liegt ihr Ursprungsgebiet im medialen VII. Kern.

Nach ihrer Entstehung begeben sich diese sekundären Geschmacksfasern ventralwärts zum Grau der deszendierenden Trigeminuswurzel (vergl. Fig. 128, 129, 130, 131) und verlaufen an dieser Wurzel entlang (Fig. 131; v.s.G.B.) in frontaler Richtung nach dem vorderen Geschmackskern (v.G.K.) oder „Rindenknoten", welcher auch Kollateralen der sensiblen Trigeminuswurzel aufnimmt. Dieser vordere, sekundärer Geschmackskern erweist sich also ebenfalls als ein Korrelationszentrum zwischen Tastgefühl des Trigeminus und dem Geschmack des Facialis.

Die Ausdehnung des Facialisgeschmacks beschränkt sich bei diesen Tieren aber nicht nur auf die äußere Haut des Kopfes, sondern erstreckt sich auch auf den Körper, wo der Geschmackskomponent also mit zervikaler oder sogar spinaler Sensibilität in Korrelation tritt.

Auch diese periphere Korrelation findet in den Faserverbindungen des sensiblen VII. Kernes einen Ausdruck, indem auch absteigende, sekundäre Fasern aus diesem Kern, namentlich aus dessen lateraler Peripherie, ihren Ursprung nehmen und mit den Hinterhörnern des Zervikalmarks in Verbindung treten.

Diese *absteigende, sekundäre Geschmacksbahn* (H. S. G. B. Fig. 131). läuft ebenfalls größtenteils an der deszendierenden V. Wurzel entlang, auf ihrem Wege zu ihrem zervikalen Korrelationszentrum (N. F. Fig. 131).

Aus diesem spinalen Korrelationszentrum gehen dann zahlreiche Reflexfasern zu motorischen Regionen hervor (die teilweise auch aus dem lateralen Abschnitt der Oblongatakerne hervorgehen).

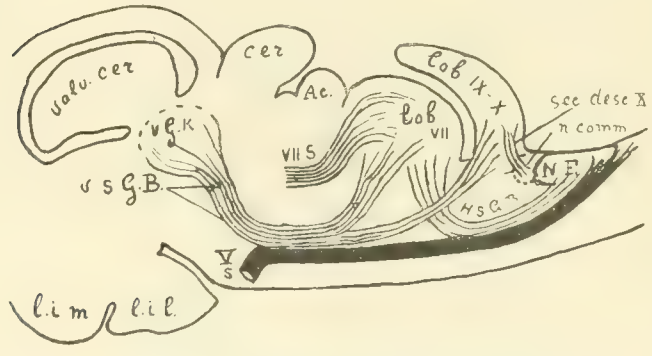


Fig. 131. Geschmackskerne nnd Bahnen eines Zyprinoïden. Schematisch dargestellt; n. HERRICK.

(N. F. = Nucl. Funiculi).

Interessant ist, daß die absteigende Geschmacksbahn nur aus dem Facialis-Geschmackskern hervorgeht, also aus jenem Kern, der den Geschmack der zervikalen Gegend aufnimmt.

Doch besitzt der Lobus IX—X auch einen Korrelationskern mit kaudalen Systemen. In diesem Falle aber handelt es sich vermutlich nur um taktile Systeme der Schleimhäute.

Es ist eine Verbindung mit einem Kern, den ich schon eher nannte, und der am Calamus scriptorius die beiderseitigen Vagusareale verbindet: dem *Nucleus Commissurae infimae* (Fig. 131: N. Comm.).

Dieser Kern, welcher mehr oder weniger in einer kontinuierlichen Linie mit dem Nucleus intermedius VII und dem Nucleus intermedius IX und X liegt (s.o.), enthält neben Fasern der hintersten Vaguswurzel, (welche wohl kaum mehr Geschmacks-

reize führen, aber wohl hauptsächlich taktiler Natur sind) solche aus einem Abschnitt des IX. und X. Kernes (Fig. 130, sec. desc. X) der dem Nucleus intermedius VII ähnlich ist. Auch aus diesem Kommissurkern gehen eferente Neuronen in die Substantia reticularis motoria der Umgebung.

Wir lernen aus diesen anatomischen Tatsachen zweierlei:

1. *Daß Systeme, welche eine periphere Reizverwantschaft besitzen, sei es, daß sie angrenzende Areale mit analogen Wahrnehmungsnerven versehen (wie die Geschmacksäste der Schleimhaut des VII. und des IX. und X.) oder sei es, daß sie verschiedene, aber örtlich zusammenwirkende Wahrnehmungen (Tast und Geschmack desselben Areales) innervieren, zentrale Verbindungen eingehen.*

2. *Übereinstimmend mit der physiologischen Tatsache, daß Zusammenwirkung von Geschmacks- und Tastempfindung zwar nicht nötig, aber doch erwünscht ist für das Zustandekommen des Nahrungsreflexes* (S. 279) *finden wir, daß die eferenten Bahnen zu den motorischen Gebieten gerade aus den Korrelationszentren von Geschmack- und Tastsinn ihren Ursprung nehmen, also ein „final common path" in dem Sinne* SHERRINGTON's *darstellen.*

3. *Diese Gesetzmäszigkeiten sind in Uebereinstemmung mit den in Kap. I erörterten neurobiotaktischen Gesetzen.*

Während bei den meisten Teleostiern das Zusammenwirken des Facialis-Geschmacks mit der Trigeminussensibilität überwiegt und dies sich auch zentral zeigt, haben die Gadiden eine große Zahl von Geschmacksknospen auf den vordern Flossen, welche als förmliche Explorationsorgane des Geschmacks und des Tastsinnes dienen (HERRICK).

Es ist nun interessant zu sehen, wie bei diesen Tieren die periphere Korrelation zwischen der zervikalen Taktilität der vordern Flossen und dem auf diese ausgedehnten VII. Geschmack zentral zum Ausdruck gelangt.

Diese Korrelation zeigt sich zunächst dadurch, daß das Facialiszentrum und der Lobus Glossopharyngei et Vagi sich anders zu einander verhalten.

Während bei Siluroiden und Zyprinoiden das Zentrum des Facialisgeschmacks hauptsächlich frontal von demjenigen des IX. und X. lokalisiert ist und mit Trigeminuskollateralen in Verbindung steht, findet man bei den Gadiden, daß der sensible Facialiskern sich am Glossopharyngeus und Vaguskern entlang nach hinten ausdehnt, an dessen Außenseite sich anlagernd (HERRICK).

Es liegt also der Facialiskern beim Kabeljau hauptsächlich neben dem Lobus IX und X. (Fig. 132).

Nicht alle sensiblen VII. Fasern ziehen jedoch in diesen (lateralen) Facialiskern hinein. Ein kleinerer Teil nimmt — wie bei (Zyprinoiden und) Siluroiden — einen andern Verlauf und endet in dem Lobus IX und X.

Es liegt die Vermutung nahe, daß es sich dabei hier, wie dort, um diejenigen Äste des Facialis handelt, welche den Geschmack und die VII. Sensibilität des vordern Abschnittes der Mundhöhle versorgen und also in peripherer Verwandtschaft mit der sensiblen IX. und X. Wurzel stehen, welche den Pharynx und die Kiementaschen versorgen.

Dieser Kern, der also hauptsächlich Mund- und Schleimhautkern ist, hat dieselben Verbindungen, wie bei andern Fischen. Er steht kaudal in Verbindung mit dem Nucleus Commissurae infimae und frontal mit dem Rindenknoten.

Der laterale VII. Kern stellt wahrscheinlich einen Endkern des Geschmackes der Flossen dar.

Die Verbindungen des *lateralen* VII. Kernes sind aber andere als diejenige des Tuberculum impar bei den Zyprinoiden. Erstens nimmt er kaum einen Anteil an dem Aufbau der vordern, sekundären Geschmacksbahn, aber dehnt sich so weit nach hinten aus, daß er fast kontinuierlich ist mit dem sensiblen Grau des zervikalen Markes und demonstriert bereits dadurch den intimen Zusammenhang, welcher zwischen dem Flossengeschmack dieser Tiere und der (zervikalen) Taktilität der Flossen besteht.

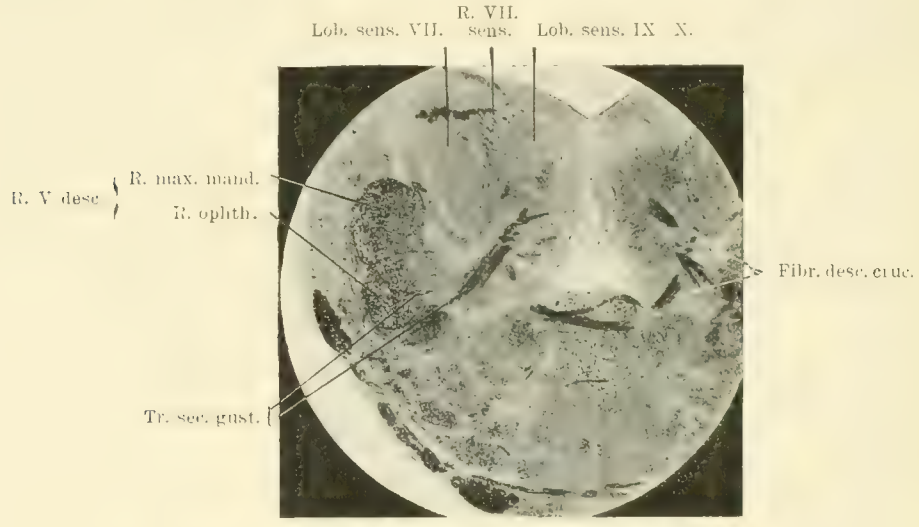


Fig. 132. Gegenseitiges Verhalten der sensiblen Kerne des VII. und IX—X. Sekundäre Geschmacksbahn (Tr. sec. gust.) aus dem sensiblen IX—X Kern und deszendierende (motorische) Bahn (Fibr. desc. cruc.) aus dem Lobus VII.

Auch durch sekundäre Bahnen kommt dies zum Ausdruck. In erster Linie durch eine Bahn aus dem lateralen sensiblen VII. Kern zu dem zervikalen, sensiblen Korrelations-Zentrum, an zweiter Stelle durch eine sehr mächtig entwickelte *direkte* Bahn aus dem VII. Kern zu der motorischen Region des Zervikalmarkes, wodurch die Geschmacksempfindungen der Flossen mit der Motilität dieser Flossen auch in direkten Zusammenhang gebracht werden.

Wir finden somit bei den Gadiden, entsprechend der besondern Lokalisation des Facialisgeschmacks auf den Flossen, eine ganz andere Topographie des zentralen VII. Geschmackskernes, und die peripheren Verhältnisse desselben zur zervikalen Sensibilität und Motilität weisen ein zentrales

Ebenbild auf, dessen Entstehung leicht auf den Gesetzen der Neurobiotaxis zurückzuführen ist.

Von Interesse ist auch hier wieder, daß sowohl für die viszeralen als für die äußern Geschmackempfindungen und Tastempfindungen ein Korrelationszentrum in dem Nucleus Commissurae infimae gefunden wird, aus welchem Reflexfasern zu motorischen Zentren gehen („final common path", im Sinne Sherrington's).

Auch in der Anordnung der *motorischen Kiemenbogenkerne* finden wir einen Ausdruck der besondern Verhältnisse bei den Knochenfischen.

Während wir bei den Haien den Einfluß des gemeinschaftlichen sensiblen VII., IX. und X. Kernes darin wahrnehmen, daß die entsprechenden motorischen Kerne eine geschlossene Zellreihe bilden, auf dem Niveau der sensiblen Säule, finden wir hierin bei den Knochenfischen insofern eine Veränderung als nur der motorische Vaguskern konstant diese Lage beibehält. Der Glossopharyngeuskern kann auch darin bleiben (Menidia, Pleuronectiden und Zyprinoiden), er kann aber auch teilweise in Verbindung mit dem Facialiskern verlagert sein, von dem entweder nichts oder nur ein Teil der Vagussäule einverleibt bleibt (vergl. Fig. 222 und 223).

Die starke Ausbildung der sekundären Geschmacksbahnen in dem Areal der deszendierenden Trigeminuswurzel (der Kopfsensibilität) zeigt hier aber ihren Einfluß auf den motorischen Zentren dadurch, daß die Mehrheit der motorischen Facialiszellen sich von der Vagussäule getrennt und einen nähern Anschluß an die frontalwärts an der deszendierenden Trigeminuswurzel entlang verlaufenden sekundären Geschmacksbahn nimmt (Fig. 130), welche mehr frontalwärts auch die Lage des motorischen Trigeminuskernes bedingt.

Auch die kaudalwärts verlaufenden sekundären Geschmacksbahnen können einen Einfluß auf die Lage jener Kerne ausüben, welche indessen auch von verschiedenen anderen Systemen influenziert werden.

Ich verweise aber für die Details bezügl. der motorischen Kerne der Branchialnerven nach dem Kapitel über das effektorische System der Oblongata.

Die Sensiblen Branchialnerven der Amphibien.

Gegenüber den stark entwickelten und differenzierten Verhältnissen bei den Knochenfischen liegt bei den *Amphibien* wieder eine einfachere Anordnung vor, welche namentlich bei den geschwänzten Amphibien (Salamander, Triton u.s.w.) den bei den Plagiostomen gefundenen Verhältnissen mehr ähnlich ist.

Dies zeigt sich schon in dem einfacheren Aspekt des Ventrikelbodems (Fig. 133), welcher bei diesen Tieren nicht solche mächtigen Erhebungen aufweist als bei den Teleostiern und sogar bedeutend einfacher ist als bei den Haien und Rochen.

Insofern liegt aber eine größere Übereinstimmung zwischen den geschwänzten Amphibien und den Plagiostomen vor, daß nicht nur der Vagus, sondern — bei manchen Repräsentanten der geschwänzten Amphibien — auch der Glossopharyngeus (z. B. bei Necturus) und der Facialis noch Hautäste aufweisen (Coghill, Norris).

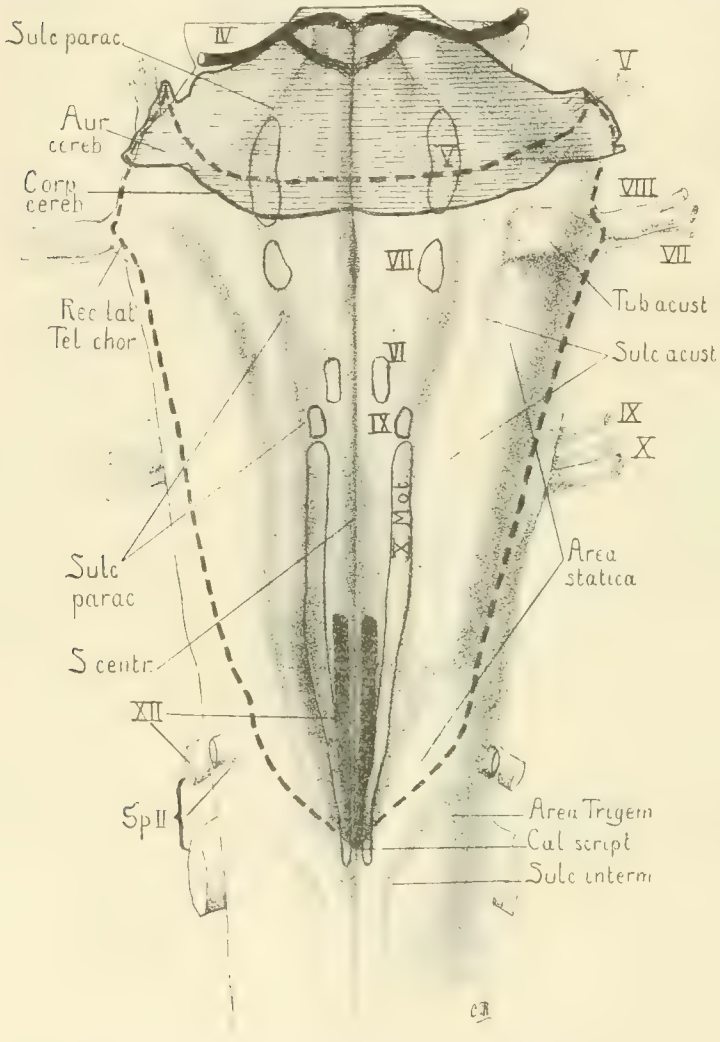


Fig. 133. Obere Ansicht der Medulla Oblongata von Rana mugiens (catesbyana). Wachsrekonstruction von Hammer. Die Strichellinie gibt die Ansatzstelle des Plexus chorioideus an.

Da auch die Amphibien, wie die Plagiostomen, kein Operculum besitzen, spricht dies für die Auffassung, daß das Verschwinden der VII. und IX. Hautäste bei den Teleostiern mit der Bildung des Kiemendeckels zusammenhängt.

Die zentralen Verhältnisse kennen wir am besten aus den Arbeiten von Gaupp, Strong, Kingsbury, Herrick und Röthig [1]). Ich selber hatte die Gelegenheit, sie mit Hammer zu studieren bei dem Ochsenfrosch, wo sie besonders deutlich sind.

Die folgende Darstellung bezieht sich im wesentlichen auf dieses Tier.

Der Vagus nähert sich der Oblongata nicht in so vielen Würzelchen, wie es bei den Haien meistens der Fall ist, sondern hat nur zwei Hauptwurzeln.

Nachdem er seine Hautäste in der üblichen Weise an die deszendierende Trigeminuswurzel abgegeben (Fig. 134*B*) hat, verläuft der Nerv

[1]) Noch nicht publiziert, erscheint in Oppels Handbuch der Gewebelehre.

dorsalwärts und endet teilweise auf dem Niveau seines Eintrittes in dem Nucleus sensibilis Glossopharyngei et Vagi, der in der Masse des Hirnstammes eingebettet liegt und den Boden nicht oder kaum hervorwölbt (siehe Fig. 134).

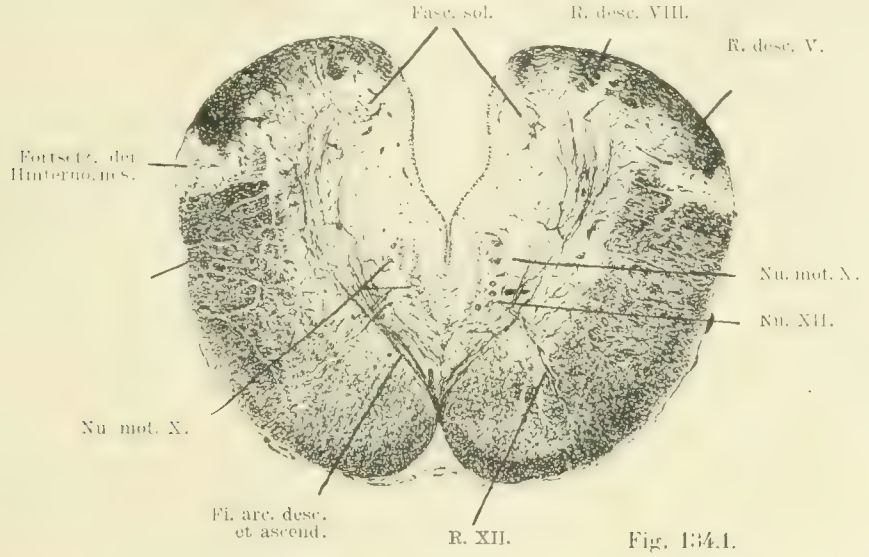


Fig. 134A.

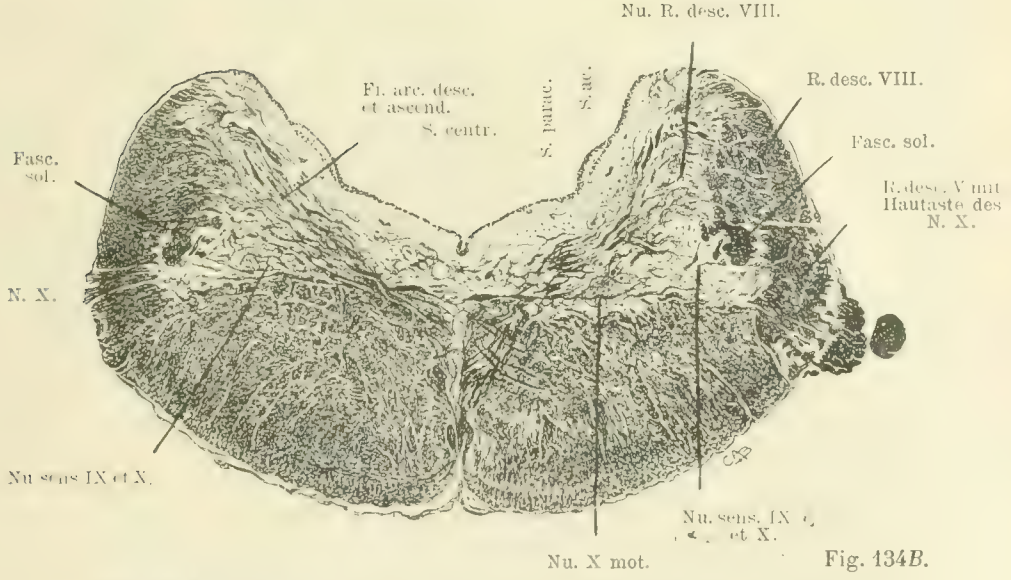


Fig. 134B.

Fig. 134A en B. Zwei Querschnitte durch die Vagus gegend von Rana mugiens, oben (A) kaudal, unten (B) frontal.

Dasselbe gilt für den Glossopharyngeus.

Im Gegensatz aber zu den niedern Wirbeltieren biegt hier der größte Teil der viszeralen Glossopharyngeus- und Vagusfasern nach hinten um und

bildet einen ausgeprägten *Fasciculus solitarius IX et X*, der medial und dorsal von der absteigenden V. Wurzel kaudalwärts läuft.

Der F. solitarius ist hier bereits ein ganz mächtiges Gebilde, ähnlich dem Verhalten bei höheren Wirbeltieren (Fig. 134*B*). Kaudalwärts wird er auffallend ärmer an markhaltigen Fasern (Fig. 134*A*) und verlagert sich dabei mehr und mehr dorsalwärts.

Das Bündel ist während seines Verlaufes in der Oblongata an seiner medialen Seite von einer Säule grauer Substanz begleitet, welche besonders frontal (auf dem Niveau des Glossopharyngeus-Eintrittes) sehr mächtig ist und die markhaltigen Wurzelfasern aufnimmt. Infolgedessen wird der Fasciculus solitarius in kaudaler Richtung (obwohl er verstärkt wird von neuen Wurzelfasern) dünner und markloser.

Er endet, nachdem er teilweise gekreuzt und Fasern an das Grau der Commissura infima abgegeben hat, erst im zweiten und dritten spinalen Segment (vergl. Wallenberg).

Die *Facialiswurzel*, welche bei den geschwänzten Amphibien viel größer ist als beim Frosch, tritt auf dem Niveau des VIII. ein. Dort, wo sie Hautfasern führt[1]), treten diese in die deszendierende Quintuswurzel über.

Der viszerale Teil biegt, nachdem er sich dem Boden des Ventrikels genähert hat, rückwärts und endet (wie bei den Haien) kaudal in dem Kern des Glossopharyngeus, der dadurch sehr umfangreich ist.

Histologisch läßt sich kein Unterschied zwischen Geschmacksfasern und den taktilen Schleimhautfasern machen, wie wir aber gleich sehen werden, ist es wahrscheinlich, daß die deszendierenden Fasern des Fasciculus solitarius den gewöhnlichen Schleimhautfasern entsprechen.

Als *aufsteigende sekundäre, sensible Bahn* sind bei den geschwänzten Amphibien Fasern zu bezeichnen, welche aus den Zellen hervorgehen, die den Fasciculus solitarius in der Oblongata begleiten (Herrick).

Diese Fasern, die ich beim Ochsenfrosch nicht fand, steigen an derselben Seite auf und enden — wie bei den Fischen — in dem Gebiete des Isthmus in einem Kern, welcher dem Rindenknoten der Teleostier (dem vordern sekundären Geschmackskern) homolog sein muß (umsomehr, weil er auch tertiäre Neuronen in den Hypothalamus sendet).

Daneben gibt es *absteigende, sekundäre viszerosensible Fasern* (auch beim Frosch), die in der Raphe unter dem Fasc. long. centralis kreuzen und dadurch an die hintere sekundäre Geschmacksbahn der Fische erinnern.

Finden wir hierin eine Übereinstimmung mit dem Verhalten bei den Fischen, so liegt insofern eine Differenz vor, daß diese Fasern viel weniger zahlreich sind als bei den Knochenfischen, während der Fasciculus solitarius Sensu strictiori, d. i. das absteigende Bündel der viszeralen Glossopharyngeus- und Vaguswurzeln, hier viel mehr entwickelt ist und nicht nur umfangreicher ist, aber auch weiter kaudalwärts absteigt als bei den Fischen.

[1] Bei den Urodelen Amphibien (Norris).

Die Ursache dieser Erscheinung, welche namentlich bei den Reptilien, Vögeln und Säugern ganz auffallend ist, hat man noch nicht genügend erkannt.

Daß es sich dabei um Geschmacksfasern handelt, ist nicht wahrscheinlich; denn erstens weisen die Amphibien keine besondere Entwicklung des Geschmacks auf und zweitens fanden wir bei makrogustatorischen Tieren gerade eine lokale Hypertrophie der Oblongatakerne.

Die Tatsache aber, daß die absteigenden Fasern teilweise in dem Nucleus der Commissura infima enden und die letzte sensible Vaguswurzel, welche den geringsten Anteil an der Geschmacksversorgung hat, daran auch einen beträchtlichen Teil ihrer Fasern abgibt, sowie die Tatsache, daß der Nucleus der untern Kommissur bei den Fischen bereits die Bedeutung eines Korrelationszentrums mit taktilen Reizen hatte, lassen uns vermuten, daß das Absteigen einer soviel größeren Zahl von IX. und X. Wurzelfasern bei den Amphibien nicht mit dem Geschmack in Zusammenhang gebracht werden muß, sondern wahrscheinlich mit Korrelationen und Reflexen der Schleimhautsensibilität, wie dies auch bei der deszendierenden V. Wurzel für die Empfindlichkeit der Haut gilt. Während aber bei der letzteren die Ursache ihres zentralen Verhaltens eine sehr augenfällige ist, weil dadurch eine Zusammenwirkung der äußern Sensibilität des Kopfes mit derjenigen von Hals und Körper zum Ausdruck kommt, läßt sich bei dem Absteigen des Fasciculus solitarius über die hintere Grenze der letzten Vaguswurzel hinaus die Frage stellen, welche Korrelation hierbei zustande kommt und wodurch dieselbe bedingt wird.

An erster Stelle muß man daran denken, daß mit dem Eintritt der Lungenatmung, welche teilweise ihre Zentren im Rückenmark hat, die sensiblen Fasern der Mund-, Zungen-, Pharynx- und Larynxwand in ausgedehntere Korrelation mit kaudalen Respirationszentren treten, welche Korrelation schon deshalb wichtig wäre, weil bei Amphibien auch durch die Schleimhaut von Mund, Zunge und Rachen ein erheblicher Sauerstoffaustausch stattfindet.

Die Tatsache, daß die Wurzeln des Glossopharyngeus und namentlich des Vagus nach Abgabe von Fasern an die Commissura infima bis ins 3. spinale Segment absteigen [1]), muß uns veranlassen, diese Möglichkeit in den Vordergrund zu stellen. Die Wurzeln enden (nach Marchidegenerationen zu urteilen) an der Basis des Septum mediale posticum (Wallenberg) also in den ventromedialen Teilen der Hinterhörner, einem, nach unserer jetzigen Kenntnis, sympathischen Areal. Es würde dann das absteigende Bündelchen seinen alten Namen „*Fasciculus respiratorius*" [2]) wohl verdienen.

[1]) Bekanntlich entwickelt sich der N. phrenicus aus dem IV (und III?) Halssegment. Obschon ein Diaphragma im eigentlichen Sinne erst bei den Reptilien auftritt, findet bei den Amphibien bereits (Fürbringer) eine Verbindung der Myocommata des Sternohyoids mit dem Herzbeutel statt.

[2]) Dieser Name ist indessen bei den Säugern auch (fälschlich) benützt für Accessoriuswurzelfasern.

Neben dieser Möglichkeit gibt es auch sonst bei den Amphibien Neuigkeiten, welche eine Veränderung der sensiblen Leitungsbahnen in kaudaler Richtung beeinflussen könnten.

Ich meine die Tatsache, daß bei den Amphibien zuerst eine muskulöse Zunge auftritt, welche, Hypoglossus-Muskulatur führend, von einer Schleimhaut bedeckt wird, die vom Trigeminus, Glossopharyngeus und Facialis ihre sensible Innervation erhält.

Mit Hinsicht auf die Rolle, welche dieser Zunge mehr und mehr als Explorationsorgan des Geschmacks und der diesen begleitenden Taktilität zukommt, wäre eine Korrelation der Empfindungen ihrer Oberfläche mit den übrigen Empfindungen der Mundhöhle eine mögliche Ursache dieses absteigenden Faserverlaufes. Die übrige Sensibilität der Mundhöhle ist nämlich in dem dorsalsten Teil des absteigenden Trigeminus repräsentiert, und da dieser im obern Zervikalmark bei dem Calamus einen Endkern besitzt, konnte auch die Korrelation mit diesem System einen Einfluß auf den mehr ausgesprochenen deszendierenden Verlauf der innern sensiblen Fasern ausüben. Die erstgenannte Korrelation, der Zusammenhang mit der Lungenatmung, ist aber bei weitem die wahrscheinlichste Bildungsursache des Fasc. solitarius; denn der Fasciculus solitarius hat gerade dort seine größte Ausdehnung, wo die Sensibilität der Zunge, sowohl deren Tastempfindung als der Geschmackssinn, sehr gering ist, d. i. bei den Vögeln, deren Zunge teilweise verhornt ist.

Die Anordung der *motorischen Kerne*, für deren detaillierte Beschreibung ich auf Kapitel V verweise, bietet nichts Überraschendes.

Bei den Urodelen finden wir genau dasselbe Verhalten wie bei den Haien, indem die motorischen Kerne des VII. IX. und X. dort eine kontinuierliche Zellsäule bilden (Fig. 237 Ceratodus, Molge; Taf. III Cryptobranchus), welche sich auf dem Niveau der gemeinschaftlichen sensiblen VII., IX. und X. Kernsäule ausdehnt.

Bei den ungeschwänzten Amphibien aber ist ein Zustand vorhanden, der fast gänzlich mit demjenigen von Petromyzon übereinstimmt, indem dort nur die IX. und X. Kerne an der gemeinschaftlichen sensiblen VII., IX., X. Säule entlang liegen und der motorische VII. Kern seine Lage auf dem Niveau seines Wurzeleintrittes behalten hat. Wie beim Neunauge liegt er dort in fast direktem Anschluß an den motorischen V. Kern (Fig. 237: Rana catesbyana und Taf. II Rana).

Daß Rana in dieser Hinsicht eine größere Übereinstimmung mit Petromyzon zeigt als die geschwänzten Amphibien, kommt dadurch, daß die sensible VII. Wurzel hier, wie dort, weniger entwickelt ist als bei Salamandrinen, und der reflektorische, neurobiotaktische Einfluß seines kaudalen, sensiblen Kernes auf die Lage dieser Zellen deshalb weniger bedeutend ist.

Die sensiblen Branchialnerven der Reptilien.

Bei den *Reptilien* findet man einige Differenzen in dem Aufbau der Branchialnerven, je nachdem man Schildkröten, Krokodile, Schlangen oder Eidechsen untersucht.

Es hat aber keinen Zweck, hier die Verhältnisse bei allen vier Unterklassen eingehend zu erörtern. Ich werde nur den Bau der in Rede stehenden Systeme der Krokodile und Eidechsen beschreiben, weil sie dort am deutlichsten sind.

Beim Krokodil zeigt schon das äußere Bild der Oblongata (Fig. 135), daß hier ganz andere Systeme überwiegen als bei den Fischen. Das dorsale, somatosensible Areal (Trigeminus und Octavus) ist dort dem viszeralsensiblen Areal gegenüber so sehr entwikkelt, daß ein Einblick in den vierten Ventrikel kaum mehr möglich ist.

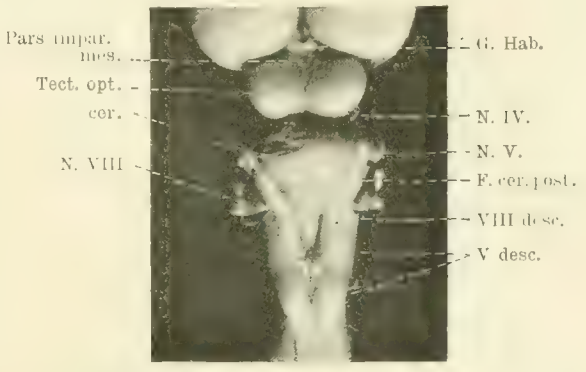
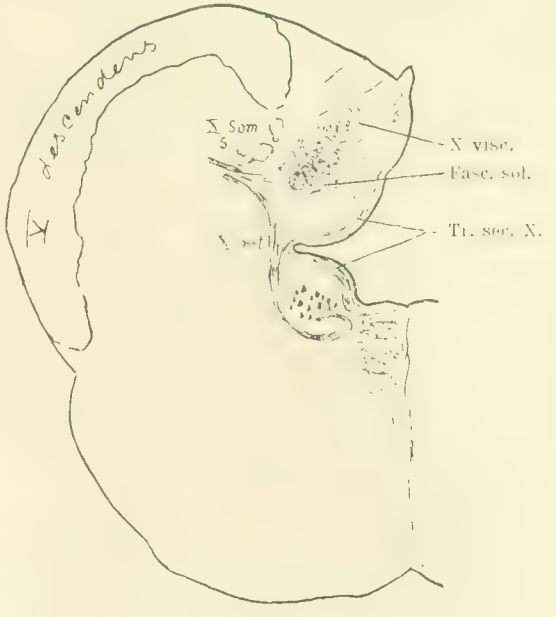


Fig. 135. Obere Ansicht des Hirnstammes von Crocodilus porosus.
Man beachte die Einengung des Ventrikels durch die starke Entwicklung der Somato-sens. Region (besonders des V. desc.).

Von den viszeralen Nerven hat nur der Vagus hier noch einen Hautast, der auch hier nahe der deszendierenden Trigeminuswurzel verläuft. (Fig. 136; X som. s.).

Alle IX. und die große Mehrheit der X. Fasern ziehen weiter und bilden den großen Fasciculus solitarius, während auch ein kleiner Teil der Fasern an der medialen Seite dieses Fasciculus umbiegt und in dem medial davon gelegenen Grau endet. (Siehe Fig. 136.)



136. Alligator sklerops. Die Komponenten des Vagus.

Aus diesem Grau entstehen Fasern (Tr. sec. X, Fig. 136), welche medialwärts gehen und sich zwischen dem motorischen X. Kern und dem Fasc. long. centralis (sive posterior) dem Auge entziehen.

Letztgenannter Kern, sowie das System des Fasc. solitarius werden kaudal bedeutend geringer, dann verschmelzen die Kerne der beiden

Seiten mit einander und endet der inzwischen sehr verschmälerte F. solitarius, teilweise in der Commissura infima kreuzend, hinter dem Calamus.

Obschon einzelne Fasern sich in dem Rückenmark fortsetzen, konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln, wie weit sie darin absteigen.

Die *Facialiswurzel*, die beim Alligator kleiner ist als bei dem gleich zu beschreibenden Varan (Fig. 137), tritt auf dem Niveau des N. Vestibularis ein, durch den letzteren von der motorischen Wurzel getrennt.

Unter dem Ventrikel biegt sie um und zieht kaudalwärts, um sich dann in den Fasciculus solitarius zu verlieren, einen prävagalen Teil desselben bildend.

Beim Varan ist der Eintritt der Vagus- und Glossopharyngeus-Wurzeln wie beim Alligator.

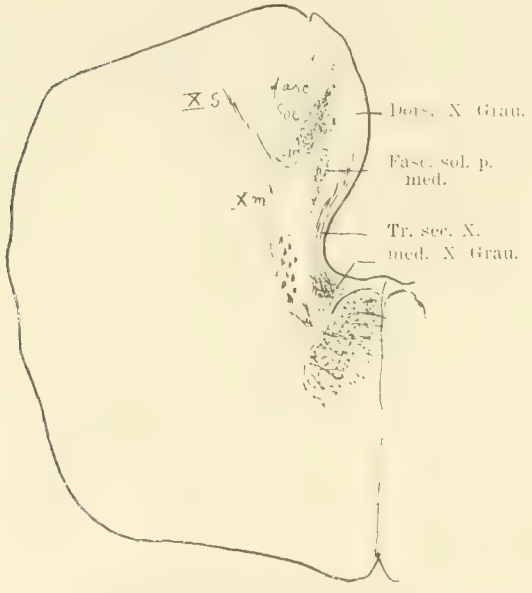


Fig. 137*A*. Varanus Salvator. Die Komponenten des Vagus.

Da die hinteren Vaguswurzeln durch die absteigende Trigeminus-Wurzel nach oben gedrängt sind, geschieht der Eintritt der kaudalsten Wurzelbündelchen fast von dorsal nach ventral. (X. S. Fig. 137*A*.)

Die Abgabe von Hautfasern an den deszendierenden V, findet in üblicher Weise statt. Von dem größern, viszeralen Rest der Wurzelfasern geht auch hier der größte Teil in den Fasciculus solitarius, an dessen Aufbau sowohl Vagus- als Glossopharyngeusfasern teilnehmen.

Ein kleinerer Teil endet aber auf dem Eintrittsniveau, jedoch nicht nur in einem dorsalen Kern, sondern auch in einem medialen Kern, der neben der Raphe liegt. Dieses mediale Grau scheidet den motorischen Vaguskern vom zentralen Längsbündel (Fig. 136).

Der Unterschied mit dem Alligator liegt hauptsächlich darin, daß beim Varan das dorsale Grau kleiner ist, das mediale Grau größer.

Die *sensible Facialiswurzel* wird von der motorischen Wurzel durch Vestibularis-Wurzelfasern getrennt und tritt infolgedessen fast dorsal ein (Fig. 137*B*). Unter dem Ventrikel biegt sie rückwärts und schließt sich auf dem Glossopharyngeus-Niveau dem Solitärbündel an, in dessen Grau sie sich bald erschöpft [1]).

[1]) Nach Brocat gibt die sensible VII. Wurzel nach Dichotomie aufsteigende Äste zum Zerebellum ab, was ich nicht bestätigen kann. Ich halte sie für Vestibularisfasern.

Bei beiden Reptilienarten ist das absteigende Solitärbündel noch größer als bei den Amphibien; namentlich beim Alligator ist es sehr stark entwickelt, obschon hier die Geschmacksknospen relativ viel geringer sind als beim Frosch.

Vieles spricht denn auch dafür (wie wir besonders bei der Beschreibung der Vögel sehen werden), daß die Vergrößerung des Solitärbündels nichts mit dem Geschmack zu tun hat, sondern mit der Korrelalion der Schleimhautsensibilität mit spinalen Zentren. Wahrscheinlich ist auch hier der Geschmack in der Oblongata selber lokalisiert, wie bei den Fisschen.

Fig. 137*B*. Eintritt der sensiblen und motorischen Facialiswurzel bei Varanus Salvator.

Als Kerne dafür kommen bei den Reptilien sowohl das dorsale wie das mediale sensible Grau in Betracht.

Dieses *mediale sensible Grau*, welches zwischen dem zentralen Längsbündel und dem motorischen Vaguskern liegt, enthält außerdem sekundäre Fasern aus dem dorsalen, sensiblen X. Kern. Es nimmt kaudalwärts an Umfang zu und ist auch bei der Commissura infima noch ziemlich gut entwickelt, stets erkennbar durch sein feines Netz markhaltiger Fasern.

Dort, wo der *Hypoglossus-Kern* bereits in den Schnitten erscheint, schiebt sich ein Teil jenes medialen Graus zwischen den XII. und den motorischen Vagus-Kern ein und verdient dadurch den Namen *Nucleus intercalatus*.

Über die viszeralen *motorischen Kerne* kann ich mich hier kurz fassen, da sie später ausführlich behandelt werden. Hier sei bloß erwähnt, daß der dorsale motorische Vaguskern (Lungen, Magen und Speiseröhre) dem Fasciculus longitudinalis centralis nicht mehr so nahe liegt als bei Haien. Er ist etwas lateraler und dorsaler gerückt, näher dem dorsalen, sensiblen Grau, von dem er Reize aufnimmt (Neurobiotaxis), und seine Wurzelfasern machen eine Schlinge (Fig. 136), welche eine Folge dieser Verlagerung ist.

Der Glossopharyngeuskern ist mit dem Facialiskern vereinigt. Beide liegen beim Alligator teilweise noch ziemlich dorsal, beim Varan etwas mehr ventral (vergl. Fig. 240 und Tafel II und III).

Die sensiblen Branchialnerven der Vögel.

Sehr lehrreich für eine richtige Würdigung der sensiblen Faserkategorien dieser Nerven ist das Studium der Vögel.

Wie ich bereits bei der Besprechung der peripheren Nerven und deren Endorgane bemerkte, ist der Geschmack bei diesen Tieren sehr atrophisch, namentlich in dem proximalen Geschmacksgebiet des Facialis.

Dementsprechend ist die sensible Facialiswurzel sehr klein.

Der Glossopharyngeus und namentlich der Vagus sind größer und treten ziemlich dorsal in die Oblongata. Sie verlaufen medialwärts über und durch das obere Drittel der deszendierenden Trigeminuswurzel, die vom Vagus und, wie es scheint, auch vom Glossopharyngeus Fasern erhält.

Von den Schleimhautfasern, welche in medialer Richtung weiterziehen, begibt sich die Mehrheit in das Solitärbündel, das bei den Vögeln im allgemeinen und namentlich beim Kasuar ganz mächtig entwickelt ist (siehe Fig. 138 *A* und *B*).

Cajal unterscheidet beim Spatzen sogar an jeder Seite zwei Solitärbündel, wovon das dorsolaterale gekreuzte Fasern (namentlich des Glossopharyngeus) aufnehmen soll. Kaudalwärts verschmelzen diese Bündel jedoch.

Bedenken wir nun, daß der Geschmack gerade bei diesen Tieren sehr gering entwickelt ist, so liegt schon hierdurch die Vermutung nahe, daß von allen sensiblen Glossopgaryngeus- und Vagusfasern das Solitärbündel wohl am wenigsten mit dem Geschmack zu tun hat.

Ein Vergleich mit den Säugern bestätigt dies. So sind die korrespondierenden Durchschitte vom Kasuar in Fig. 138 und vom Kaninchen in Fig. 142 etwa gleich groß. Beim Kasuar ist aber das Solitärbündel größer als beim Kaninchen. Bedenkt man nun, daß die Zahl der Geschmacksknospen bei den Vögeln zu der beim Kaninchen sich ungefähr verhält wie 100:17000, dan geht auch daraus hervor, daß eine direkte Verwandtschaft zwischen Solitärbündel und Geschmack nicht warscheinlich ist.

Der größte Teil des Fasciculus solitarius, etwa drei Viertel, kreuzt in der Commissura infima und endet in dem Kern dieser Kommissur. Ein anderer Teil seiner Fasern zieht weiter kaudalwärts und verliert sich im obern Halsmark (Brandis).

Obschon die Mehrheit der Wurzelfasern des Vagus und Glossopharyngeus in diesem Bündel verläuft, schlägt doch ein anderer, viel kleinerer Teil einen andern Weg ein und begibt sich, nachdem er das Solitärbundel eine kurze Strecke begleitet hat, an dessen unterer Seite weiter medialwärts. Ein Teil davon endet dorsal von dem Fasciculus solitarius. Dieser dorsale Bulbärkern—sehr auffallend beim Krokodil — ist jedoch bei Vögeln nur klein. — Etwas zahlreicher (namentlich beim Kasuar) sind die Fasern, welche zwischen dem zentralen Längsbündel und dem dorsalem, motorischen Vaguskern enden. Dieselben bilden medial von letztgenanntem Kern ein feines Netzwerk (dorso-med. Vagus-Grau Fig. 138).

Dieses Netz ist bei dem Kasuar viel deutlicher entwickelt als bei andern Vögeln: Spheniscus, Colymbus, Ciconia, wo ich es kaum angedeutet fand. Wie beim Varan wird es auch beim Kasuar kaudalwärts größer, es ist auf dem Niveau der Commissura infima unterhalb derselben noch deutlich entwickelt.

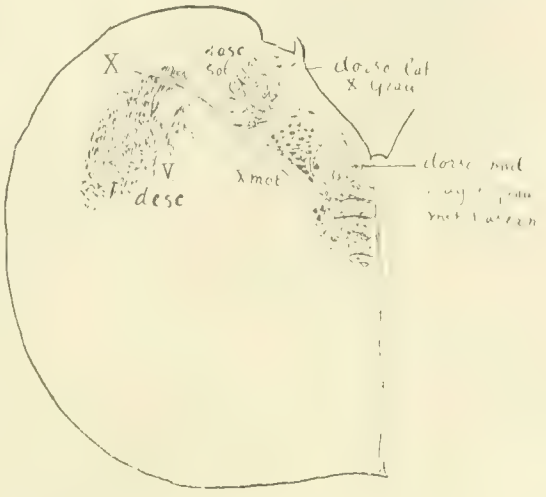


Fig. 138*A*. Vaguswurzel, Fasciculus solitarius und dorsomediales Grau mit Fasernetz beim Kasuar (ziemlich kaudal). (Neben dem Fasc. long. centr. drei XII. Zellen).

Wo der Hypoglossuskern in den Schnitten auftritt, dehnt sich der mediale, sensible Vaguskern etwas über ihn aus und keilt sich zwischen ihn und den dorsalen, motorischen Vaguskern ein (vergl. Fig. 138*A*), wie beim Varan, sodasz er auch hier als ein primitiver Nucleus intercalatus betrachtet werden kann.

Die kleine *sensible Facialiswurzel* der Vögeln ist wahrscheinlich mehr allgemein sensibel als gustatorisch in ihren Bestandteilen.

Fig. 138*B*. Glossopharyngeuswurzel und Fasciculus solitarius mit Fasern zum dorso-med. Fasernetz beim Kasuar (frontal von Fig. 138*a*).

Bedenkt man nämlich, daß die meisten Vögel nur 40—60 Geschmacksknospen haben, und die große Mehrheit derselben im Glossopharyngeusgebiet liegt, dann bleibt für den Facialis höchstens ein Drittel dieser Zahl zur Innervation übrig.

In der Oblongata angelangt, biegt er bald nach hinten, um sich als prävagaler Teil dem Fasciculus solitarius anzuschließen.

Hierin stimmt er also völlig mit dem üblichen Verhalten dieser Wurzel überein.

Die Hauptsache von dem, was uns die Vögel in bezug auf den Branchialnerven lehren, ist dieses, daß wir hier bei einer ausgesprochenen Atrophie des Geschmacks eine auffallend starke Entwicklung des Fasc. solitarius, d. i. der absteigenden IX. und X. Fasern haben, und daß es also sehr unwahrscheinlich ist, daß die absteigenden Vagus- und Glossopharyngeus-Fasern etwas mit der Geschmacksfunktion zu tun haben.

Was die *motorischen Kerne* dieser Nerven anbelangt, verweise ich auf Kap V. Hier sei nur erwähnt, daß der motorische Glossopharyngeuskern ganz, der Vaguskern größtenteils dorsal liegt. Der Vagusabschnitt ist, entsprechend dem großen Magen und dem muskulösen Beimagen (Kropf) mancher Vögel, jedoch viel größer als bei Reptilien (Vermeulen).

Übrigens stimmt der dorsale IX und X Kern in der Beziehung mit dem dorsalen *Vaguskern* letztgenannter Tiere überein, daß seine Wurzelfasern eine Schlinge (Fig. 138 *A*) machen durch den seitlichen Abschnitt des Fasc. longit. centralis, welche Schlinge, wie dort, der Ausdruck ist einer sekundären, seitlichen Verlagerung jenes Kernes, die bei den Säugern noch viel weiter geht und dort zu einer fast völligen Verschmelzung des dorsalen motorischen Vaguskernes mit dem sensiblen Kern jenes Nerven (Neurobiotaxis) führt. (Die Schlinge geht bei den Säugern verloren).

Während von dem Glossopharyngeuskern bis jezt keine ventrale Verlagerung bekannt ist, kann man dies wohl vom Vagusabschnitt sagen.

Hinter dem frontalen Viertel der ganzen Säule zeigt ein ventromediales Stück des Kernes, eine mehr oder weiniger eigene Individualität dadurch, daß die Zellgrupe, um die es sich handelt, teilweise von dem Rest des Kernes abgetrennt ist. Ein mehr kaudaler Abschnitt zeigt eine ventrolaterale Verlagerung (siehe weiter Kap. V, Fig. 254 und 256).

Ein besondere Veränderung zeigt der motorische Facialiskern, dessen Verhalten mit Hinsicht auf die Atrophie des Geschmacks bei diesen Tieren ein sehr deutliches Licht auf die Bedeutung der Neurobiotaxis wirft.

Wie wir bei den niedern Vertebraten gesehen haben, wird die Lage dieses Kernes sehr durch seine sensible Wurzel und deren Verbindungen beeinflußt.

Wir haben gesehen, daß bei Tieren mit gering entwickeltem sensiblem Facialiskern, die motorischen Facialiszellen ihre primitive Lage auf dem Wurzelniveau beibehalten, während sie bei stark entwickeltem kaudalem sensiblem Facialiskern kaudalwärts wandern und sich dem motorischen Glossopharyngeus und Vaguskern anschließen.

Dementsprechend ist zu erwarten, daß bei den Vögeln, wo der (kaudale) sensible Facialiskern so gering entwickelt ist, auch die kaudale Verlagerung des motorischen VII. Kernes ausbleibt.

Dies ist nun tatsächlich der Fall; ja, es zeigt sich sogar, daß

der Kern hier *frontalwärts* gewandert ist und sich dem Trigeminuskern anschließt. Bedenkt man nun, daß der motorische Facialiskern der Vögel neben dem geringen Constrictor colli hauptsächlich den hintern Bauch des Musc. digastricus innerviert, dessen vorderer Bauch vom Trigeminus innerviert wird, dann sieht man hierin wieder ein Beispiel dafür, wie die sensible Reflexen die Lage der Kerne influenzieren, denn für beide Teile des Musculus digastricus gilt der Trigeminus als reflexauslösendes Moment. (Vergl. Fig. 253—255 und Tafel III).

Die sensiblen Branchialnerven der Säuger.

Von den drei in Rede stehenden Nerven führt auch bei den *Säugern*[1]) der Vagus noch wirkliche Hautäste. Diese bilden den R. auricularis jenes Nerven, welcher, entstehend aus dem Ganglion jugulare, die Haut der Ohrmuschel und des Meatus auditorius externus innerviert.

Dieser Hautast entspricht zweifellos den Fasern, welche vom Vagus intramedullär an die deszendierende Trigeminuswurzel abgegeben werden.

Von den sensiblen Glossopharyngeusfasern ziehen ebenfalls einige Hautfasern (mit dem R. auric. X) nach dem äußern Ohr. Sie entstammen dem Ganglion superius Glossopharyngei und sollen sich intramedullär der deszendierenden V. Wurzel anschließen (Herrick).

Tatsächlich hat Cajal bei der Ratte Glossopharyngeusfasern in die deszendierende V. Wurzel eintreten sehen.

Die sensiblen Schleimhautfasern des Glossopharyngeus- und Vagus streben medialwärts und finden verschiedene Endigungsstellen. Die Mehrzahl biegt kaudalwärts um (warscheinlich ohne frontale Dichotomie) und bildet das absteigende, solitäre Bündel, welches zwar nach einigen Autoren hauptsächlich aus Glossopharyngeusfasern besteht (Forel, Bechterew und Brun) aber sicher auch Vagusfasern enthält (Kölliker, Bruce, Stuurman, Kosaka und Yagita).

In der Oblongata verläuft jenes Bündel direkt unterhalb der Area Vagi (Fig. 139), welche den sensiblen und motorischen Oblongatakern jener Nerven enthält.

Der Fasciculus solitarius der Säuger kreuzt mit einem großen Teil (3/4) seiner Fasern in der Commissura infima und endet dann auf der kontro-lateralen Seite in dem Kern dieser Kommissur, dem Cajal'schen Kern. Die übrigen Fasern steigen ungekreuzt in das Zervikalmark ab.

Es ist nicht genau bekannt, bis wie weit diese absteigenden Fasern reichen. Bei der Maus und der Katze sind sie kaudal von den Hinterstrangkernen noch vorhanden (Cajal) und dürften sie vielleicht ins 2. Halssegment hineinreichen.

Der Fasciculus solitarius wird in der Oblongata von einer Säule grauer

[1]) Für die sympathischen Komponenten der Branchialnerven der Säuger siehe Fig. 100.

Substanz begleitet, deren größerer Abschnitt, an der medialen Seite gelegen, als *Nucleus fasc. solitarii* bekannt ist, während der ihn an der ventrolateralen Seite begleitende Kern von KOHNSTAMM und WOLFSTEIN als *Nucleus parasolitarius* (Fig. 140) bezeichnet wurde.

TUMBELAKA (Fig. 140) fand beim Menschen die großen Zellen des Nucleus parasolitarius bei einer gekreuzten Affektion des mittleren Drittels des ventrolateralen Neothalamuskernes degeneriert, sodaß wir annehmen

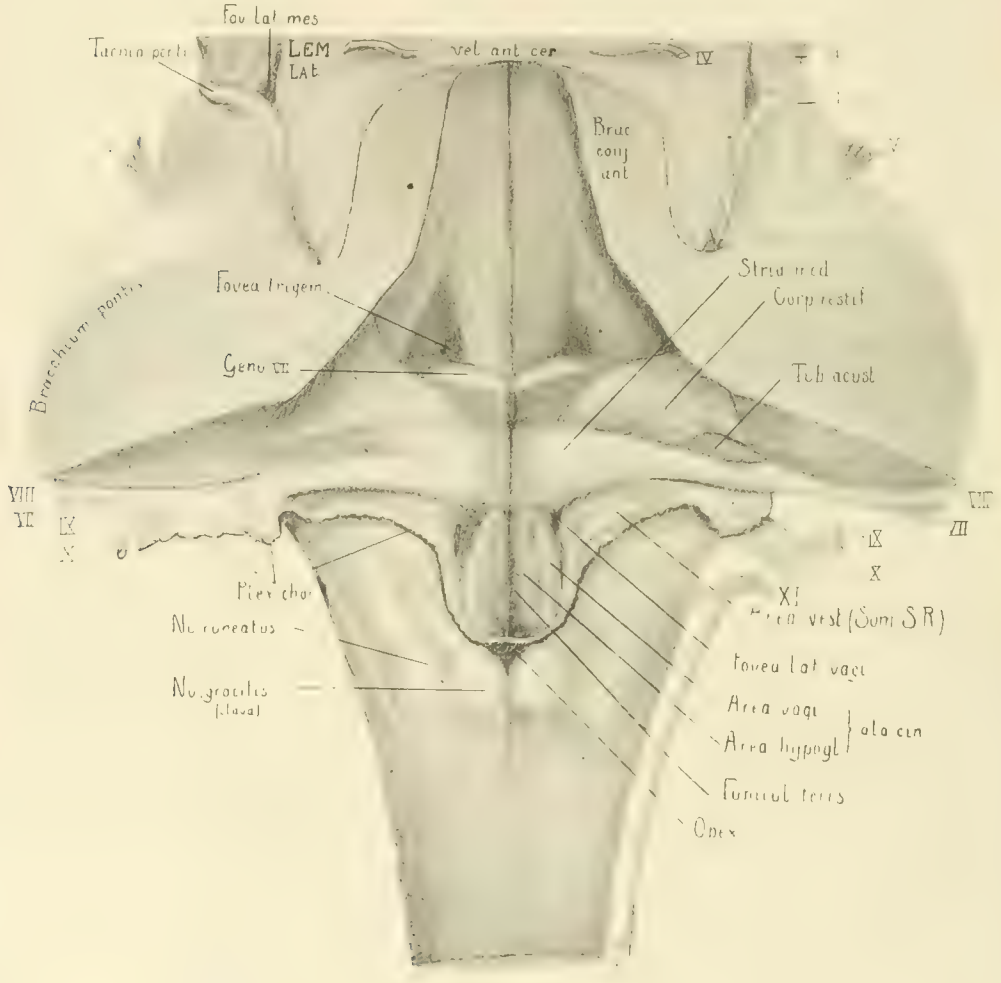
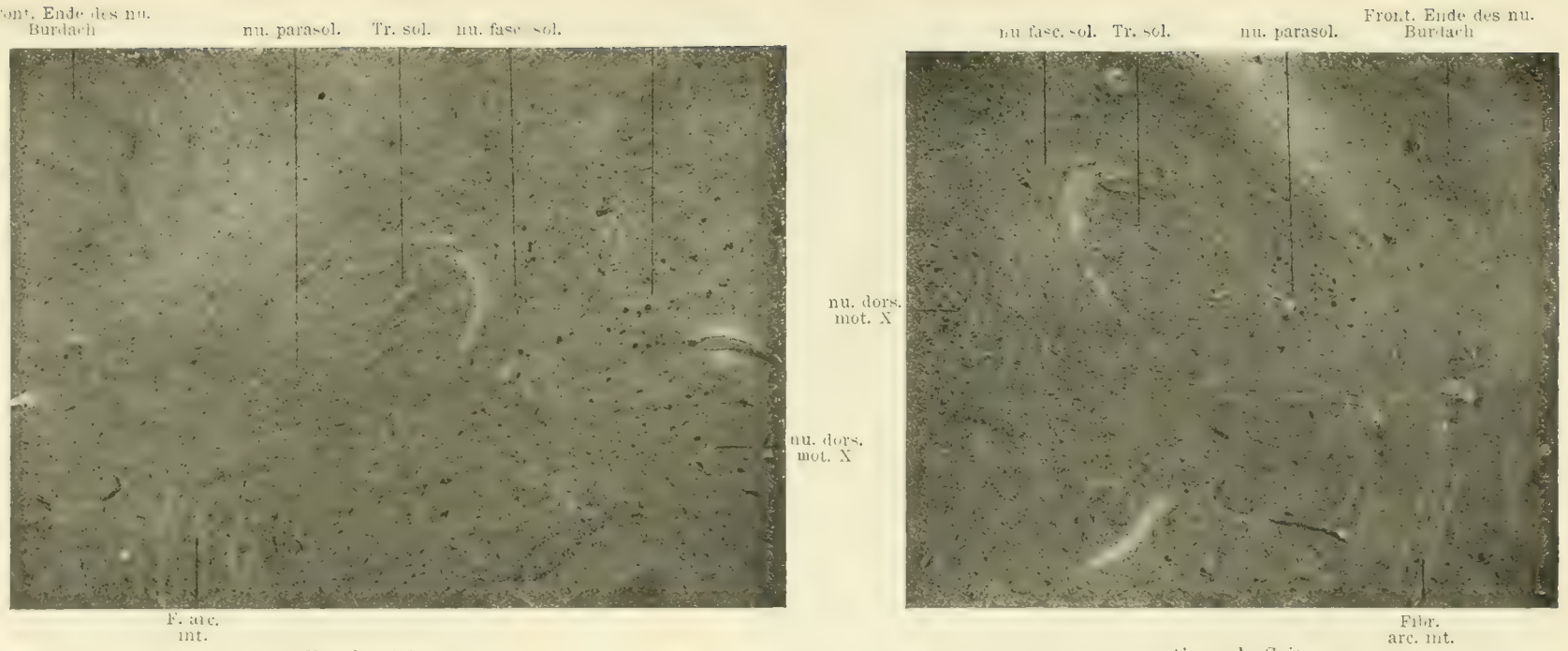


Fig. 139. Obere Ansicht des vierten Ventrikels des Menschen.

dürfen, daß jene Zellen die aufsteigende thalamische Verbindung (die Glossopharyngeus- und Vagusschleife) abgeben. Ähnliches wurde auch von v. MONAKOW nachgewiesen.

Der Nucl. parasolitarius soll auch Zellen enthalten, welche mit der Regulierung der Atembewegungen zu tun haben, indem ihre Axonen mit der lateralen Formatio reticularis in Verbindung stehen, die ihrerseits absteigende



Kranke Seite. Gesunde Seite.

Fig. 140. Degeneration des Nucleus parasolitarius bei einem Herde in den ventro-lateralen Thalamuskernen der gekreuzten Seite n. TUMBELAKA.

Bahnen, meistens gekreuzten, zum Rückenmark senden für die kostale und Diaphragmabewegungen (Fasciculus Thomasi: THOMAS, LEWANDOWSKY, KOHNSTAMM).

Nach ROTHMANNS Experimenten verläuft diese Bahn hauptsächlich im Vorderseitenstrang, soweit sie die Innervation des Zwerchfelles anbelangt. Die Bahn für die Thoraxatmung soll zum größten Teil durch den lateralen Abschnitt des Vorderstranges ziehen.

KOSAKA und YAGITA fanden außerdem eine direkte Bahn, *Fascicu-*

Fig. 141. Die nach Lasion des Fasciculus solitarius und dessen in nächster Umgebung aufsteigenden (oben) und absteigenden (unten) Degenerationen. n. HIROSE (MARCHIprepar.).

lus solitario-spinalis, aus der Umgebung des Solitärbündels zu den Atmungszentren des Rückenmarkes. Sie konnten ihre Fasern durch das zentrale Längsbündel, worin sie teilweise kreuzen, verfolgen bis in die Vorderstränge des Rückenmarks und zu den Vorderhörnern des Hundes.

Dieses Bündel erstreckt sich mindestens zum 4. Zervikalsegment (Phrenicus-Ursprung) und dient zweifellos der Respiration, was auch experimentell nachgewiesen ist. Die Verbindung wurde von HIROSE (Fig. 141) beim Kaninchen bestätigt [1]).

Da der Fasciculus solitarius nebst Fasern des Ganglion jugulare auch solche des G. nodosum enthält und neben sensiblen Fasern des Magens, des Oesophagus und des Pharynx solche der Schleimhaut des Larynx, der Trachea und der Bronchien führt, bestätigen diese Tatsachen die Meinung, daß die absteigenden Wurzelfasern mit der allgemeinen Sensibilität der obern Eingeweide, namentlich auch mit deren Einfluß auf die Atmung zu tun haben.

Daß sie nicht, oder wenigstens nicht an erster Stelle Geschmacksfasern sind, geht schon daraus hervor, daß der Vagusanteil an dem Solitärbündel sicher recht erheblich ist und der sensible Vagus bei den Säugern kaum noch Geschmacksknospen innerviert.

Die Endigung von Vagus- und Glossopharyngeusfasern in dem Fasciculus solitarius und dessen Kernen ist jedoch nicht die einzige Endigungsart dieser Nerven.

Wie beim Kasuar gibt es außerdem zwei andere Endigungen: einen dorsalen und einen medialen Kern.

Fasern, welche an der medialen Seite des Fasc. solitarius vorüber ziehen, enden in dem dorsalen Kern (Fig. 142), den man — teilweise mit Recht — als eine kaudale Fortsetzung des Nucleus triangularis Vestibularis (s. u.) betrachtet. Dieser Kern ist aber, wie bereits von SALA nachgewiesen wurde, sicher nicht nur ein absteigender Vestibulariskern; sein medialer Abschnitt erhält eine nicht so ganz kleine Zahl von Wurzelfasern aus dem Glossopharyngeus und den vordern Vaguswurzeln.

Ein anderer Teil der sensiblen Fasern läuft in medialer Richtung weiter, um in den *Nucleus intercalatus* STADERINI einzudringen, wie auch von BRUN und FUSE wahrgenommen wurde (Fig. 142: N. Stad.).

Bei den Säugern verlaufen diese ventral vom motorischen dorsalen X. Kern, während sie beim Varan und Kasuar oberhalb dieses Kernes, (zwischen ihm und dem Ventrikelboden) zu dem entsprechenden Kern liefen. Diese Differenz im Verlaufe von sensiblen IX. und X. Fasern zu dem Nucl. intercalatus muß zweifellos dadurch erklärt werden, daß nicht der Verlauf dieser Fasern sich geändert hat, sondern daß namentlich die Lage des motorischen dorsalen Vaguskernes bei den Säugern eine mehr laterale geworden ist, wie eine Vergleichung sofort zeigt (vergl. Fig. 138 und 142).

Die Endigung in dem STADERINIschen Kern läßt sich am schönsten beobachten bei den Edentaten: Tamandua und namentlich bei dem Ameisenfresser, Myrmecophaga jubata. ist aber auch beim Kaninchen recht deutlich.

[1]) Dieser Autor fand auch einige Fasern, welche sich in der med. Schleife und im zentralen Längsbündel nach oben begaben.

Der Nucleus intercalatus Staderini (oder mediales sensibles IX und X Grau) dehnt sich bei diesen Tieren, im allgemeinen bei Säugern, recht weit kaudalwärts aus. Er liegt nicht nur interkaliert zwischen den motorischen Vagus- und Hypoglossuskernen, sondern dehnt sich in das Gebiet des sog. *Nucleus funiculi teretis* (Fig. 142) medialwärts aus, den Hypoglossuskern wie eine Kappe bedeckend, sodaß in hintern Abschnitten der Oblongata die beiderseitigen Nuclei intercalati aneinander stoßen und Fasern austauschen.

Frontalwärts vereinigt sich das mediale sensible Glossopharyngeus- und Vagusgrau mit dem dorsalen sensiblen IX. X. Grau, was auch ihre funktionelle Verwandtschaft demonstriert. Sekundäre Fasern vom dorsalen Kern zum medialen Kern oder N. intercalatus, wie sie beim Alligator in spärlicher Zahl vorkommen, sind von Fuse und mir auch bei Säugern beobachtet. Erstgenannter hat sie u. m. beim Menschen als *Triangularis-intercalatus-Bündel* beschrieben.

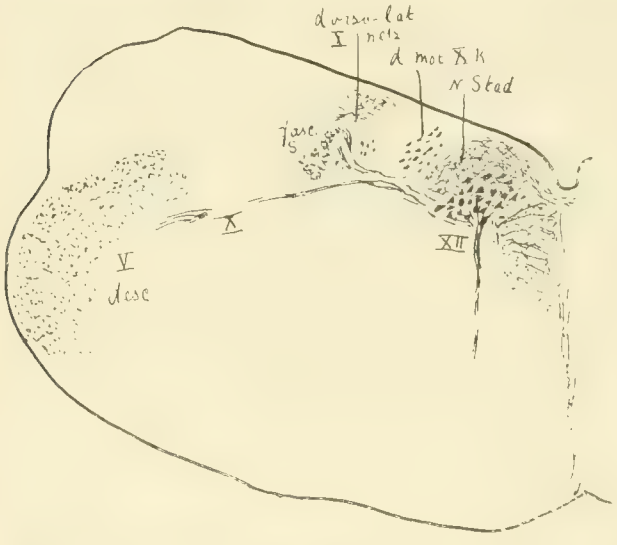


Fig. 142. Vaguswurzel, Fasciculus solitarius, dorso-lat., Grau; dors. mot. X. Kern, nucl. Staderini und nu. XII beim Kaninchen.

Das mediale und dorsale sensible Grau der Glossopharyngeus- und Vagusfasern ist m. E. eher mit dem Geschmack und dessen Korrelationen in Verbindung zu bringen als der Fasciculus solitarius (s. weiter S. 312).

Der Eintritt der *sensiblen Facialiswurzel*[1]) (*N. intermedius Wrisbergi*) und ihr Verlauf nach hinten, direkt dorsal vom Grau der deszendierenden Trigeminuswurzel, ist bei den Säugern ziemlich konstant.

Der Nerv führt — jedenfalls beim Menschen — außer Geschmacksfasern gewöhnliche sensible Fasern der Zunge (Cushing, Oppenheim), was daraus hervorgeht, daß bei Trigeminus-Exstirpation die Zungenspitze ihre Empfindlichkeit für taktile Reize teilweise behalten kann. Außerdem vermittelt er nach Hunt Sensibilität eines kleinen Teiles des äußern Ohres, des Mittelohres, des innern Ohres, der Tuba Eustachii und der Cellulae mastoideae. Es handelt sich dabei also wesentlich um ursprüngliche somato-sensible

[1]) Auch wohl N. glosso-palatinus genannt (Ramsay Hunt).

Fasern, die erst später (weil der Mund ein sekundäres Gebilde ist s. S. 317) größtenteils zu sekundär-viszeralen Fasern geworden sind. Anfänglich liegt denn auch die absteigende VII Wurzel nahe dem V descendens.

Kaudal schließt sie sich aber dem Fasciculus solitarius an. Dieses Verhalten ist indessen nicht befremdend, da nach den Wahrnehmungen WALLENBERGS auch die Fasern des Ram. lingualis V. sich dem Fasc. solitarius anschließen (Fig. 143).

Letzteres beweist natürlich keineswegs, daß der Ramus lingualis des Trigeminus Geschmacksfasern enthält (wie WALLENBERG angibt). Eher das Umgekehrte; denn ich habe schon darauf hingewiesen, daß es sich auch beim Fasciculus solitarius wahrscheinlich an erster Stelle um allgemein sensible Fasern innerer Oberflächen handelt.

Fig. 143. Verhalten der Fasern des dritten Trigeminusastes (namentlich des R. lingualis V) zum Fasciculus solitarius beim Menschen; n. WALLENBERG.

Wo die sensiblen Facialisfasern genau enden, und ob ihre Geschmackskomponenten eine andere Endigung haben als ihre taktilen Fasern, ist nicht genügend ermittelt. Letztere enden aber wahrscheinlich in dem Grau des Fasciculus solitarius, wo auch der Ramus lingualis trigemini sich auflöst.

Die ganze Phylogenese des Fasciculus solitarius spricht also dafür, daß es mit der allgemeinen Sensibilität der obern und tiefern Luftwege zu tun hat und namentlich mit der Lungen-Atmung in Verbindung steht, weil es erst dann in typischer Ausbildung auftritt, wenn die Kiemenatmung von der Lungenatmung ersetzt wird.

Daß auch Fasern der Mundhöhle sich ihm anschließen, ist nicht befremdend. Der Einfluß der peripheren Reizung der R. r. linguales V, VII und IX auf die Atmung ist doch längst eine anerkannte Tatsache, die auch durch die Versuche VAN MELLES über LABORDES Methode der künstlichen Atmung durch Zungentraktion bewiesen wurde.

Demgegenüber wissen wir durch vergleichende Untersuchungen bei niedern Tieren (Fischen), daß Hypertrophie des Geschmacks gerade mit Hypertrophie der bulbären Kerne zusammengeht, nicht mit Bildung absteigender Fasern, die gerade dort, wo der Geschmack am meisten entwickelt ist, am geringsten sind.

Wir werden denn auch wohl nicht fehlgehen, wenn wir auch bei Säugern das bulbäre VII. IX. X. Grau als Hauptzentrum des Geschmacks ansehen. Schwierig — unmöglich bis jetzt — ist aber die Entscheidung, welchem der zwei bulbären Systeme dabei die Hauptfunktion zufällt: dem

dorsalen (das bei den Fischen, z. B. bei den Haien, die wichtigste Rolle spielt), oder dem medialen oder STADERINIschen Kern.

Die Tatsache, daß erst bei den Säugern der STADERINIsche Kern seine größte Ausdehnung besitzt, dürfte uns vielleicht dazu führen, bei den Säugern jedenfalls dem letztern eine Hauptfunktion, namentlich für den Geschmack der Zunge, zuzuschreiben.

Als Argument zu Gunsten dessen darf auch angeführt werden, daß unter den Säugern der STADERINIsche Kern gerade bei den Rodentiern und Edentaten so mächtig entwickelt ist, deren Zunge reich an Geschmacksknospen ist, während er beim (fast) geschmacklosen Delphin sehr dürftig ist.

Diese Auffassung würde auch erklären, weshalb der Nucl. STADERINI bei den Fischen, wo eine wirkliche Zunge fehlt, nicht vorkommt. Schließlich spricht auch die Lage des STADERINIschen Kernes, zwischen dem motorischen Zentrum des Magens (Nucl. mot. dors. X) und der Zunge (XII) sehr für diese Auffassung.

Auf die *motorischen Kerne des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis* werde ich hier nicht weiter eingehen. (S. Kap. V. Tafel II und III). Nur sei erwähnt, daß von den motorischen Vaguszellen nur die motorischen Zentren der ungestreiften Muskulatur des Oesophagus, des Magens und der Lunge ihren dorsalen Platz behalten haben (KOHNSTAMN, KOSAKA, YAGITA, VERMEULEN, HUDOVERNIG, STUURMAN u. a.).

Die einzige Differenz, welche ihre Lage mit der bei den Submammaliern aufweist, ist diese, daß sie bei den Mammaliern mehr lateral liegen, dem Grau des Fasciculus solitarius stark genähert, mit dem sie hier fast völlig einheitlich geworden sind (vergl. z. B. Fig. 142 mit Fig. 124*A*).

Außerdem kommt bei manchen Säugern (Ungulata) am Calamus ein Nucleus commissuralis motorius Vagi vor, welcher von VERMEULEN zuerst beschrieben wurde, und der ebenfalls ein Ausdruck neurobiotaktischer Einflüsse ist (siehe Fig. 274).

Frontal hat das viszero-motorische Zentrum der Speichelsekretion (N. JACOBSONII IX und Chorda tympani des VII) eine mehr oder weniger dorsale Lage bewahrt in der Nähe des sensiblen Zentrums jener Nerven.

Nach den Untersuchungen YAGITAS und HAYAMAS finden sich diese Zentren in der Nähe des Frontalpoles des sensiblen VII- IX. Kernes, d. i. also in der Nähe derjenigen Nerven, welche den Geschmack innervieren, und von welchen Kollateralen oder Schaltneuronen die Speichselsekretion direkt beeinflussen dürften. Dabei bildet das Speichselzentrum der Chorda tympani (VII) mit demjenigen des N. JACOBSONII (IX) eine gemeinsame Zellgruppe, wie wir es auch bei denjenigen Tieren wahrnahmen, wo noch die ganze VII. IX. Muskulatur unter dem direkten Einfluß der entsprechenden sensiblen Zentren stand (Haie).

Was die sonstigen sympathischen Zentren des Facialis anbelangt, so ist über ihre

Lage in der Oblongata nur wenig bekannt. Es ist aber wahrscheinlich, daß der sog. *Nucleus facialis dorsalis*, den ich in Kap. V. näher besprechen werde, die zentrale Innervationsstelle der Tränensekretion entspricht (YAGITA).

Diskussion der peripheren Geschmacksleitung in Bezug auf den Trigeminus.

Bevor ich dazu übergehe, das zentrale Verhalten des Trigeminus zu besprechen, will ich zuerst einen Punkt erörtern, der in direkter Verbindung mit dem bereits behandelten steht, nämlich die Frage, ob dieser Nerv auch einen Anteil an der Geschmacksleitung nimmt, oder ob nur die bis jetzt erwähnten Fasern des VII., IX. und X., dafür in Betracht kommen.

Diese Frage ist namentlich für die menschliche Klinik von Wichtigkeit, aber immer noch nicht mit völliger Sicherheit gelöst.

Darüber sind alle Forscher einig, daß die kaudalen Geschmacksareale der Mundhöhle und des Rachens vom Glossopharyngeus und vom Vagus innerviert werden.

Auch beim Menschen besteht in dieser Hinsicht kein Zweifel, wenn auch dort das Vagus-Geschmacksareal bedeutend eingeengt ist und nur spärlichen Fasern des Nervus laryngeus superior eine solche Funktion noch zukommt. Was den Glossopharyngeus anbelangt — der auch bei niederen Wirbeltieren ein Hauptgeschmacksnerv ist, bleibt ihm das hintere Drittel der Zunge und der Pharynx von allen Autoren als Geschmacksareal zugewiesen.

Über die Innervation des proximalen Geschmacksgebietes bestehen aber Kontroversen, indem manche dem Trigeminus diese Funktion zuschreiben, während andere den Facialis als Geschmacksnerven der vordern zwei Drittel der Zunge (und des Gaumens) betrachten.

Persönlich möchte ich für die Innervation des proximalen Geschmacksareales nur den Facialis in Anspruch nehmen, und zwar aus folgenden Gründen:

1. Eine Hypertrophie des proximalen Geschmacksareales, wie sie bei Fischen vorkommt, geht *immer* mit einer Hypertrophie der sensiblen Facialiswurzel gepaart, *nie* mit einer Hypertrophie der sensiblen Trigeminuswurzel.

2. Während in der Mundhöhle, wo sowohl Trigeminus als Facialisfasern zu den vordern zwei Dritteln der Zunge gehen, noch Zweifel möglich ist über die Frage, welcher von beiden die Geschmacksknospen innerviert, wird bei denjenigen Fischen, wo das proximale Geschmacksareal über die Lippen und den Kopf hinaus sich auf den Rumpf oder die Flossen ausdehnt, immer nur eine dementsprechende Vergrößerung der peripheren Facialis und nie der peripheren Trigeminusäste gefunden.

3. Atrophie des proximalen Geschmacksareales geht stets mit einer

Atrophie der sensiblen Facialiswurzel Hand in Hand. Namentlich ist bei den Vögeln, wo die Geschmacksorgane der vordern zwei Drittel der Zunge fast völlig fehlen, die Chorda tympani und die intramedulläre sensible Facialiswurzel winzig klein. Demgegenüber ist aber bei vielen Vögeln der Trigeminus stark entwickelt.

4. Alle Autoren, auch diejenigen, welche den Trigeminus als proximalen Geschmacksnerven betrachten, schreiben der Chorda tympani den peripheren Verlauf dieser proximalen Geschmacksfasern zu.

Die Chorda tympani erhält aber ihre Fasern aus dem Facialisganglion, dem *Ganglion geniculi*, wovon $^4/_5$ der Zellen nach Durchschneidung der Chorda degenerieren (Gaetano und Amabilino).

Daß diese Zellen ihre zentralen Ausläufer in den Trigeminus schicken sollten (etwa durch eine Verbindung mit dem Nerv. petrosus superficialis major), dafür besteht kein triftiger Grund.

5. Die Chorda tympani wird von allen rezenten Autoren, welche ihre Abkunft vergleichend anatomisch untersucht haben, von einem Facialisast der niedern Wirbeltiere abgeleitet[1]).

Den Ramus petrosus superficialis major selber müssen wir, mit Dixon, Cole und Herrick, ebenfalls als einen Facialisast betrachten, auch weil, wie Weigner und Streeter bewiesen, die Zellen dieses Astes im Ganglion geniculi liegen. Wenn also Läsionen dieses Nerven (der u. m. die Rami palatini abgibt für den Geschmack des Gaumens) Geschmacksstörungen ergibt, dürfen diese nicht als ein Argument zu Gunsten des Trigeminus angeführt werden.

Betrachten wir demgegenüber die Argumente derjenigen, welche dem Trigeminus die Rolle eines Geschmacksnerven zuschreiben, so sehen wir, daß diese hauptsächlich auf der namentlich von Krause gemachten Angabe beruhen, daß bei der Exstirpation des Ganglion Gasseri der Geschmack auf der vordern Zunge im Anfang oft gestört ist. Dasselbe wurde von Sherrington experimentell bei Affen nachgewiesen.

Wallenberg, der eine teilweise Trigeminusganglion-Degeneration untersuchte, wobei auch der Nervus lingualis degeneriert war, konstatierte, daß Taktilität und Geschmack des entsprechenden (linken) Zungenrückens gestört waren. (Eigentümlicherweise war auf der Spitze der Geschmack *nicht* gestört).

Die Lehre von der Bedeutung des Trigeminus für die Geschmacksleitung bei den Menschen fand außerdem eine Stütze in einer Arbeit

[1]) Von Ewart, Cole, Strong, Green und Bender wird sie auf den Ramus mandibularis internus der Selachier zurückgeführt. Herrick führt sie auf denselben Nerven der Teleostier zurück und Coghill und Bender demonstrierten dasselbe für die Amphibien. Was das Verhalten bei den Reptilien und Vögeln anbelangt, verweise ich auf die schöne Arbeit Bender's über die Schleimhautäste der VII., IX. und X., worin dieser Autor zu demselben Schluß komt.

KÖSTER's[1]), deren Inhalt ich hier nicht eingehend kritisieren kann, gegen die aber wichtige Bedenken erhoben werden können.

Ich möchte demgegenüber hervorheben, daß bereits DANA den Geschmack ungestört fand in einem Fall von Paralyse des Trigeminus, und daß kurz darauf BRUNS betonte, daß bei der *Exstirpation* des *Ganglion-Gasseri* die Geschmacksstörung erheblich variieren kann.

Letztgenannter Autor beschrieb sogar einen guten Fall, wobei die *links*seitige Totalextirpation jenes Ganglions gut gelungen war und der Geschmack *links* ungestört erschien. Dieser Fall ist umsomehr wertvoll für uns, weil bei demselben Patienten an der *rechten* Seite eine *Facialis*lähmung bestand, die mit Geschmacksstörung auf der vordern *rechten* Hälfte der Zunge zusammenging.

CUSHING, dem wir eine eingehende Untersuchung über dieses Thema verdanken, betont ausdrücklich, daß er bei Trigeminus-Exstirpation in 17 von 18 Fällen bei Untersuchung einen Monat nach der Operation keine Geschmacksstörung konstatieren konnte, und DAVIES, dessen Arbeit über dieses Thema ich sehr empfehle, fand in 17 gut untersuchten Fällen von Trigeminusexstirpation 15 Mal den Geschmack völlig ungestört.

Dazu kommt, daß bereits LUSSANA sich aus guten Gründen bestimmt für den Facialis aussprach und DELPRAT in einem Fall von doppelseitiger, zentraler Facialisparese den Geschmack auf der Zunge sehr gestört fand. Anderseits gibt es Fälle von Trigeminusparalyse, wo auch der Geschmack auf dem hinteren Drittel der Zunge erschwert war, welche doch Consenu Omnium vom Glossopharyngeus innerviert wird.

Wir dürfen hier beifügen (ZWAARDEMAKER 1903) daß aus denjenigen Fällen, wo nach Paralyse oder Exstirpation des Ganglion Gasseri der Geschmack gestört war, noch nicht geschlossen werden darf, daß der Trigeminus die Geschmacksinnervation für dieses Gebiet führt. Vollkommen Analoges ist, nämlich mit Rücksicht auf den Geruchssinn, festgestellt worden. Sowohl von KRAUSE als von WERTHEIM SALOMONSON wurden chirurgische Fälle beobachtet, wo nach Trigeminus-Durchschneidung an der operierten Seite nicht nur Geschmackslähmung, sondern auch Anosmie aufgetreten war und auch in WALLENBERGS Fall von linksseitiger Trigeminus-Läsion war der Geruch links gestört. Wir müssen m. E. in solchen Fällen von Trigeminusläsion oder -Exstirpation sowohl die Ageusie als die Anosmie als eine Sekundärerscheinung auffassen, die vielleicht infolge des Ausfalles des trophischen Einflusses des Trigeminus auf die Schleimhaut von Mund und Nase auftritt. Daneben ist wahrscheinlich bei der

[1]) KÖSTER (im »Deutschen Archiv f. Klin. Med." Bnd. 68, 1900, S. 343 und 505) betrachtet in seiner lesenswerten Arbeit über den Facialis diesen Nerven nicht als Geschmacksnerven (S. 518) und bezieht sich dabei namentlich auf seine Fälle 33, 40 und 41, welche mich aber nicht überzeugen können, umsoweniger, als KÖSTER selber angibt, daß die Geschmacksfasern widerstandsfähiger sind als die motorischen Fasern.

Beurteilung des Geschmacks die Korrelation von eigentlichen Geschmacksreizen mit allgemeinen Empfindungen des Trigeminus notwendig.

Geschmacks- und Tastempfindung wirken auch beim Menschen bei der Beurteilung schmeckender Substanzen sehr wesentlich zusammen (Van Wayenburg), wird doch der mehr oder weniger „croquante" oder (in unangenehmen Sinne) der gelatinöse oder zähe Charakter der Speisen, sowie ihre Temperatur, welchen Faktoren bei der Beurteilung der Speisen eine große Rolle zukommt, zweifellos vom Trigeminus ermittelt.

Mit Rücksicht darauf will ich hier an den bereits erwähnten Befund Herricks erinnern, daß die Nahrungsreaktion auf Geschmack bei Fischen gewöhnlich nur durch Zusammenarbeiten von Geschmack- und Tastsinn ausgelöst wird; und daß Wegnahme eines von beiden genügen kann, das Ausbleiben der Reaktion hervorzurufen (vergl. hierzu S. 279).

Auch der Versuch Parkers — (bei Durchschneidung des korrelativen Verbandes zwischen Körpergeschmack und Körpersensibilität blieb die Nahrungsreaktion aus, während der Geschmack doch intakt war) — spricht in diesem Sinne.

Man muß bei Lasionen des Trigeminus außerdem damit rechnen, daß das entsprechende Areal der Zunge durch diese Lasion nicht nur seine taktile Innervation größtenteils einbüßt, sondern auch eine erhebliche Störung in der Empfindung des undifferenzierten chemischen Sinnes erfährt (Sheldon).

Bedenkt man, daß Geschmacksempfindungen in der ganzen Tierreihe immer mit Tastempfindungen des Trigeminus (auch mit dem undifferenzierten chemischen Sinn) korreliert sind, dann kann man sich lebhaft denken, daß der Wegfall einer von zwei korrelierten Empfindungen den Verband derart stört, daß zeitweise oder länger eine Ageusie entsteht, sogar bisweilen auch dann, wenn die Trigeminusläsion nicht einmal sichtbare Störungen in der Trophik zur Folge hat.

Was die Innervierung der *Geschmacksknospen* selber anbelangt, müssen wir aber auch für die Säuger und den Menschen daran festhalten, daß ihr proximales Areal vom *Facialis*, das mittlere vom *Glossopharyngeus* und der hinterste (beim Menschen sehr atrophische) Abschnitt desselben vom *Vagus* innerviert wird.

Der Nervus Trigeminus.

Ich werde denn auch den *Trigeminus*, obwohl er zu den Branchialnerven gehört, gesondert behandeln. Nicht nur weil dieser Nerv keine Geschmacksknospen innerviert, sondern auch weil er in anderen Hinsichten sich unterscheidet von den übrigen — eigentlichen — Branchialnerven.

Während der Vagus, Glossopharyngeus und der Facialis sich bei ihrer Entwicklung aus den branchiospinalen Hinterwurzeln von Amphioxus durch einen fortschreitenden Verlust der Hautkomponenten und eine Hypertrophie der viszero-sensiblen Fasern kennzeichnen, findet beim

sensiblen Trigeminus (*Portio major* dieses Nerven) das Umgekehrte statt.

Bereits in dem ersten Dorsalnerven von Amphioxus (Nerv II Autor.), der dem R. ophthalmicus V entspricht, sind die viszero-sensiblen Fasern verloren gegangen. Nur in dem zweiten Dorsalnerven dieses Tieres (Nerv III Autor.) der dem R. maxillo-mandibularis V entsprechen dürfte, sind solche vorhanden. Bei den Kranioten führt der Trigeminus aber fast keine viszero-sensiblen Fasern mehr, (wenn man von den wenigen sensiblen Sympathicusfäserchen zum Ganglion ciliare — Fig. 121 — absieht). Wirkliche Schleimhautäste führt er hier nicht. Zwar schickt er einen Teil seiner Fasern in die Mundhöhle, aber bekanntlich ist die Mundhöhle der Wirbeltiere ein sekundär erworbener Besitz, welcher als eine ektodermale Verlängerung des Primordialmundes auftritt, dessen ursprüngliche Vordergrenze von der Buccopharyngealmembran — etwa der Stelle des Gaumenbogens entsprechend — gebildet wird.

Kaudal nun von dieser Stelle, entsendet der Trigeminus keine Aste.

Seine sensible Faserung ist also, von diesem Standpunkt aus betrachtet, *eine rein somatische.*

Weil aber die sekundäre Mundhöhle sich bereits früh in der Reihe der Wirbeltiere ausbildet, und sie später seitlich von der Außenwelt durch Backenmuskulatur abgetrennt wird, wird dieses Innervationsterritorium in mancher Hinsicht allmählich ein „inneres", indem es funktionell stets mehr Anschluß an die Innervation der Rachen-Kehlkopfgegend erhält, und somit in funktioneller Hinsicht ein *„sekundär viszerales"* Innervationsterritorium genannt werden konnte.

Wir haben bereids gesehen, daß dieser stets ausgeprägter werdende funktionelle Anschluß des Mundteiles der Trigeminussensibilität an diejenige des Rachens sich phylogenetisch auch mehr und mehr in dem zentralen Verhalten jenes Nerven manifestiert (S. 311, Fig. 143).

Der größere Abschnitt der Trigeminussensibilität (Trigeminussensibilität des äußern Kopfes) behält überall vollständig seinen Charakter als „äußere" somatische Sensibilität.

Das Verbreitungsareal jener exquisiten Hautäste vergrößert sich sogar in der Phylogenese, was damit zusammenhängt, daß die Hautfasern des Facialis und Glossopharyngeus bald verloren gehen und diejenigen des Vagus ein stets kleiner werdendes Areal einnehmen.

Der Trigeminus hat noch eine andere auffallende Eigentümlichkeit, durche welche er sich von den andern Branchialnerven unterscheidet und den somatischen Nerven der Rückenmarkshinterwurzeln mehr ähnlich ist, nämlich den *Besitz von intrazerebralen sensiblen Ganglionzellen.*

Diese Ganglienzellen, welche den *Nucleus mesencephalicus Trigemini* bilden, senden vielleicht bisweilen ihre Axonen teilweise in den 1. und 2., fast immer aber *nur* in den dritten Ast jenes Nerven.

Sie sind nicht vorübergehend, wie die transitorischen Zellen des Rückenmarks, sondern bleiben während des ganzen Lebens bei allen Tieren anwesend, stets in der Wand des Gehirns eingebettet, gerade wie die intramedullären Ganglionzellen im Rückenmark der Zyklostomen (Fig. 58 und 59).

Es ist höchst eigentümlich, daß sensible Wurzelzellen *im* Rückenmark entweder nur bei *niedren* Tieren oder in *jungen* Entwicklungsstadien vorkommen, während bei allen Wirbeltieren ein Teil der sensiblen Zellen des Trigeminus bleibend im Mittelhirn vorkommt.

Am Schluß dieses Kapitels werde ich hierauf zurückkommen.

Hier will ich nur erwähnen, daß diese Zellen mit der Sensibilität der Kaumuskeln zu tun haben, welche Muskeln sie mit dem mandibulären Ast erreichen.

Auch in dieser Beziehung weisen sie also eine Übereinstimmung auf mit den intramedullären Spinalganglienzellen (Vergl. Fig. 72) welche ebenfalls teilweise mit Muskelsensibilität zu tun haben (daneben führen sie, wie jene, vielleicht taktile Fasern).

Daß diese Zellen in dem *Mittelhirn* liegen (obschon ihre Fasern dem Pars maxillo-mandibularis und nicht dem vorderen Pars ophthalmicus zugehören) ist in Uebereinstimmung damit, daß wir das Mittelhirn werden kennen lernen als ein ausgesprochenes Korrelationsorgan von primitiven, somatischen Eindrücken mit optischen und statischen Reizen, ein somatisch-vitales Korrelationsorgan (vergl. auch S. 323: Kleindruck).

Auch durch den Besitz jener intrazerebralen Ganglienzellen ist der Trigeminus also den primitiven somatischen Rückenmarkshinterwurzelfasern ähnlich, während die Tatsache, daß dieser Nerv keine Geschmacksbecher innerviert, uns insofern nicht befremden kann, als diese Becher ursprünglich entodermale Gebilde sind (Johnston) und also von Anfang an dem viszero-sensiblen System zugehören.

Diese obengenannten Faktoren, der exquisit somatosensible Charakter des Trigeminus und der Mangel an Geschmacksbechern in seinen Endigungen, geben dem Nerven einen so aparten Charakter im Vergleich zu dem Facialis, Glossopharyngeus und Vagus und lassen seine sensible Wurzel sich so sehr einer dorsalen somatischen Rückenmarkswurzel nähern, daß eine gesonderte Besprechung wohl angewiesen ist.

Die Homologie des Trigeminus bei Amphioxus.

Daß der Trigeminus wesentlich zwei Nerven enthält, ist bereits erwähnt. Vermutlich entsteht er aus dem 1. und 2. Dorsalnerven von Amphioxus (Nerv II & III Autor.), welche den Ramus *ophthalmicus*, der vor dem zweiten Myotom austritt und den Ramus *maxillo-mandibularis*, der hinter dem zweiten Myotom austritt, bilden.

Die Kenntnis dieses Verhaltens verdanken wir den Untersuchungen van Wyhes, welche später vielfach bestätigt worden sind, und welche nachwiesen, daß das sensible Ganglion des Ramus ophthalmicus V (also des ersten Quintusastes) in jüngsten Stadien der Entwicklung bei den Kranioten auf dem Niveau des Mittelhirns angelegt wird und erst sekundär kaudalwärts verschiebt, um mit dem Ganglion des Nervus maxillo-mandibularis (des zweiten und dritten Quintusastes) zu verschmelzen. Dieser

Vorgang wiederholt sich in fast allen Klassen, mit Ausnahme der Zyklostomen und einzelner Ganoïden und Selachier (Frorier).

Während aber die beiden den Trigeminus der Kranioten zusammensetzenden Nerven bei Amphioxus wohl vorhanden sind und sich nur dadurch von den Trigeminuskomponenten der höheren Tiere unterscheiden, daß sie bei Amphioxus getrennt bleiben (und der hinteren der zwei, der dem N. maxillo-mandibularis entspricht, die motorische Komponente der Kiefermuskulatur fehlt), liegt auch insofern ein primitiver Zustand bei Amphioxus vor, daß die somato-sensiblen Wurzelfasern, die sie zusammensetzen, zentral nicht ein so weit kaudalwärts deszendierendes Bündel bilden als der Radix descendens Trigemini der Kranioten.

Ein solches Bündel ist hier aber, wegen der reichlichen Ausbildung der somato-sensiblen Elemente in den hinter den primitiven Trigeminuswurzeln eintretenden branchiospinalen Wurzeln bei Amphioxus nicht zu erwarten.

Das weite Absteigen des Radix spinalis V bei den Kranioten beruht doch offenbar auf der großen Reduktion der Somato-Sensibilität der anderen branchialen Nerven, wodurch das nächste — wenigstens das wichtigste — Korrelationszentrum der Kopfsensibilität bei den Kranioten erst im Zervikalmark liegt.

Ob von den intrazerebralen Spinalganglienzellen, welche beide Trigeminuswurzeln, wie alle Dorsalwurzeln des Amphioxus aufweisen, irgend welche als Vorstufe der mesenzephalischen, intrazerebralen Zellen der Kranioten zu deuten sind, ist nicht zu sagen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß wir in den beiden Dorsalnerven, welche bei Amphiosus dem Trigeminus entsprechen dürften, eine noch größere Analogie mit den Rückenmarkshinterwurzeln finden, besonders mit den somatosensiblen Komponenten derselben, als bei höheren Tieren. Dazu trägt noch bei, dass der hinteren Trigeminuswurzel von Amphioxus eine motorische Komponente abgeht, infolge der Abwesenheit von Kiefermuskeln.

Der Trigeminus der Zyklostomen.

Bei den *Zyklostomen* weist der Trigeminus bereits einen ganz anderen Charakter auf und erhält er zuerst sein besonderes Gepräge.

Bei *Petromyzonten* und *Myxinoiden* ist dieser Nerv sehr groß. Bei den letztgenannten Tieren tritt er auch dadurch noch besonders hervor, daß die übrigen Oblongatanerven dort so sehr atrophiert sind (Worthington, Röthig).

Bei der Larve von Petromyzon: Ammocoetes (Tretjakoff) tritt der Trigeminus noch mit zwei getrennten Bündeln ein, dem R. ophthalmicus und dem R. maxillo-mandibularis, welche sich beide in der Oblongata dichotomieren. Die aufsteigende Dichotomie ist aber eine sehr kurze und macht nur den Eindruck eines Kollaterals. Die absteigenden Dichotomien beider Wurzeln

können jedoch (mehr oder weniger getrennt) in der Oblongata weit nach hinten verfolgt werden, namentlich diejenige des R. ophthalmicus, welche kaudal von den nicht sehr reichlichen Hautfasern des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus (S. 279) begleitet wird.

Beim ausgewachsenen Tier treten beide Äste vereint in die Oblongata. Die am meisten kaudal eintretenden V. Fasern, welche dem Ganglion maxillo-mandibulare entstammen, nehmen dabei in der Oblongata eine etwas dorsalere Lage ein als die Fasern des ersten Astes.

Die erstgenannten Fasern splittern sich in der Oblongata allmählich auf und ihr entsprechendes Bündel ist schon sehr dünn, wenn es den Calamus scriptorius — die Übergangsstelle von Oblongata und Rückenmark — erreicht.

Einen mehr kaudalen Verlauf nimmt der R. ophthalmicus Trigemini. Tretjakoff gibt sogar an, daß dieser bei der Larve allein den Ramus descendens trigemini bildet. Er steigt bis ins Zervikalmark ab, wo er mit der Sensibilität der oberen Halsnerven in Korrelation tritt, und wo seine Reize, also die Reize von der Spitze des Kopfes, auf die motorischen Zentren des Rumpfes übertragen werden.

Van Valkenburg hat in seiner Trigeminus-Arbeit darauf hingewiesen — und wir werden dies in den folgenden Zeilen häufig bestätigt finden — daß im allgemeinen die sensiblen Fasern des ersten Astes am weitesten absteigen und diese also Reflexe des Rumpfes hervorrufen können, während die Fasern der Kieferäste des Nerven bereits eher aufgelöst werden und — mittels sekundärer Verbindungen — vielmehr Einfluß auf motorische Zentren der Oblongata ausüben.

Der überwiegend deszendierende Charakter der sensiblen Trigeminusfasern, welcher mit der überwiegenden Ausbildung der aszendierenden Dichotomie der Hinterwurzelfasern des Rückenmarkes stark kontrastiert, wird zweifellos durch das Hauptgesetz der Neurobiotaxis: die Bedeutung korrelierter Reize für die Bahnbildung, bedingt, da am Kopfe das sensible Areal des Trigeminus an dasjenige der obersten Spinalnerven grenzt, und deren oft stattfindende gleichzeitige oder nacheinander erfolgende Reizung zentral eine gegenseitige Annäherung der sie innervierenden Wurzelfasern mit sich führt, umsomehr, als die Hautäste der andern Branchialnerven so kümmerlich entwickelt sind.

Daß die sensiblen Fasern der Kieferäste sich dabei eher auflösen als diejenigen des ersten Astes, ist dem Umstande zuzuschreiben, daß deren funktionelles Territorium mehr den viszeralen Oblongatazentren verwandt ist.

Von eigentlichen sensiblen *Kernen* des Trigeminus kann man bei Petromyzon nicht reden.

Die deszendierende Wurzel ist überall von kleinern und größeren Zellen begleitet, welche in Bau und Anordnung mit dem somatischen Rückenmarksgrau übereinstimmen und Fasern, namentlich gekreuzte sog.

Kommissur- oder Bogenfasern nach den angrenzenden motorischen Gebieten abgeben.

In der Oblongata ist es an erster Stelle die Umgebung des motorischen Trigeminus- und des Facialiskernes, welche solche sekundäre Bogenfasern aufnimmt, und im obern Zervikalmark ist es das Areal der motorischen Rumpfzellen.

Ein *intrazerebraler sensibler* (*mesenzephaler*) *Kern* ist bis jetzt bei den Zyklostomen noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen [1]), und zwar weder auf dem Niveau des Wurzeleintrittes, wo man ihn entsprechend seiner Verwandtschaft mit den Rohon-Beard'schen Zellen des Rückenmarkes erwarten könnte, noch in dem Mittelhirndach, wo der Kern bei den höhern Wirbertieren liegt.

Der *motorische Kern* des Trigeminus besteht bei Petromyzon aus sehr großen pallisadenförmigen Zellen, welche eine sehr primitive Lage — in der Nähe des Ventrikelependyms — einnehmen (Vergl. Kap. V).

Kaudalwärts geht er direkt in den motorischen Facialiskern über, mit dem er bei den Bewegungen des Saugapparates funktioniert und der auch auf sensible Trigeminusreize reagiert (siehe Fig. 206 und Schema Fig. 205).

Bei den *Myxinoiden* sind beide Kerne in sehr ventrale Lage gekommen (Röthig, Black), ganz in Anschluß an das Grau der sensiblen V. Wurzel siehe Fig. 211, n. Röthig).

Der Trigeminus der Plagiostomen.

Bei den *Plagiostomen* nehmen die kaudalst eintretenden Fasern des Trigeminus, diejenigen der maxillo-mandibulären Äste, in dem Areal des V descendens die dorsalste Lage ein, während die mehr frontal eintretenden Ophtalmicusfasern die ventralste Lage in diesem Areal haben. Der letzte Abschnitt kann auch etwas kompakter sein als der erstgenannte obere (maxillo-mandibuläre) Teil der Wurzel, ein Unterschied, der bei Teleostiern (Fig. 145) manchmal ganz auffallend ist.

Daß bei einigen Haien die deszendierende V. Wurzel von Hautfasern des Facialis (Fig. 124 *B*), bei allen von Hautfasern des Glossopharyngeus und Vagus (Fig. 124 *A*) begleitet wird, ist schon erwähnt.

Der ganze Komplex dieses nunmehr aus verschiedenen Fasern aufgebauten, absteigenden Bündels wird von einer ziemlich gleichmäßigen Säule grauer Substanz begleitet und endet auch hier teilweise in der Oblongata selber in der Nähe des Ventrikelbodens (Wallenberg).

Die Mehrheit der Fasern — namentlich des ventralsten, ophthalmischen

[1]) In Verbindung mit der ganz andern Organisation der Mundmuskeln ließe dies sich vielleicht erklären, da die Radix sensibilis mesenc. der andern Vertebraten — soweit bekannt — die Sensibilität der Kaumuskeln innerviert (siehe Seite 344).

Bündels- endet ziemlich weit kaudal in dem Zervikalmark, im Anschluß an Endigungen sensibler Zervikalnerven.

Ein wirklicher frontaler sensibler V. Kern, auf dem Niveau des Nerveneintrittes, kommt auch bei den Selachiern noch nicht vor (VAN VALKENBURG), eben so wenig wie eine Trigeminusschleife zum Zwischenhirn.

Aus dem spinalen V. Kern entstehen aber, außer reflektorischen Neuronen zu den Vorderhörnern, auch aufsteigende Fasern, welche in der Oblongata lateral von der Oktavusschleife verlaufen und wie jene in dem Tektum und der Mittelhirnhaube enden, ventro-lateral von den Oktavusfasern (s. Kap. VIII, Fig. 418—420).

Diese Projektion des kaudalen Kernes ist die älteste frontale Trigeminusprojektion.

Sie entspricht aber nicht einer Schleife, sondern ist als Homologon der primitiven, vitalen Projektionsbahn des Rückenmarks zu betrachten und bringt die vitalen Kopfempfindungen in Korrelation mit gravi-statischen und photo-statischen Empfindungen.

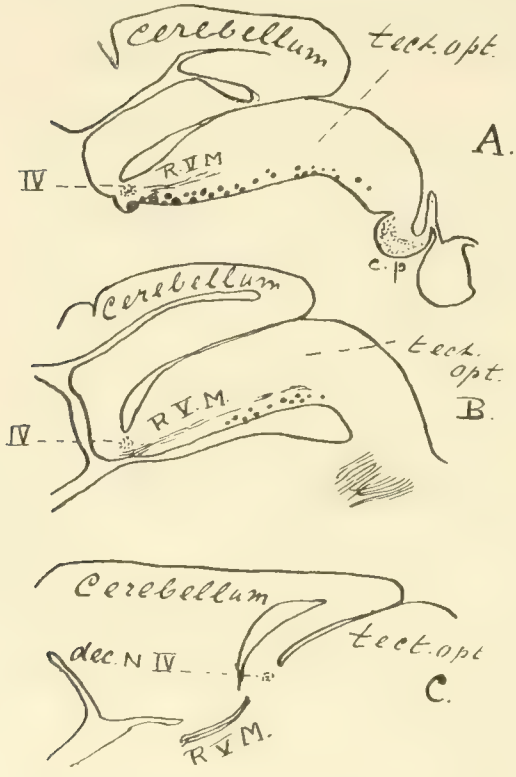


Fig. 144*a*. Lage des mesenzephalen V. Kernes und zentraler Verlauf seiner Wurzel bei Scyllium; n. JOHNSTON. A. medial, C. lateral.

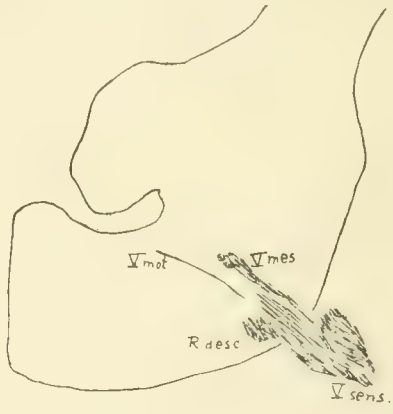


Fig. 144*b*. Austritt der mesenzephalen Trigeminuswurzel bei Scyllium; n. v. VALKENBURG.

Im Gegensatz zu den Zyklostomen ist der *mesenzephale Trigeminuskern* hier sehr evident (siehe Fig. 144*a* und 144*b*).

Der Kern besteht aus großen runden oder birnförmigen Ganglienzellen (Fig. 144*a*), welche sich nahe der Raphe des Mittelhirndaches häufen, von der Commissura posterior (c.p.) zum Velum anticum cerebelli, manchmal zwischen den Ependymzellen des Ventrikels liegend.

Ihre Dendriten sind kurz, mit Ausnahme des großen zellulipetalen Ausläufers, der zur Peripherie geht, und der auch ein Dendrit ist.

Den Aquaeductus Sylvii umgebend, ziehen dieselben kaudalwärts als mesenzephalische V. Wurzel, lateral von der aufsteigenden Trochlearis-wurzel. Auf dem Niveau des motorischen Trigeminuskernes biegt sie dorsal von der motorischen Wurzel seitwärts um auszutreten (siehe Fig. 144*b*).

Der weitere Verlauf ist nicht genügend ermittelt. Wahrscheinlich begibt sie sich in den maxillo-mandibulären Teil des Nerven (nach Analogie mit dem Verhalten bei höheren Tieren, s. S. 342—344).

Die Tatsache aber, daß die Zellen bei den Plagiostomen im Mittelhirndach, also in dem Ophthalmicus — Neuromer liegen, läßt uns vermuten, daß der Anschluß an die mandibulären Fasern ein sekundär erworbener Zustand ist.

Die mesenzephalische Trigeminuswurzel gibt etwa auf dem Niveau, wo sie zur Peripherie tritt, Äste ab, an den motorischen V Kern und weiter kaudal.

Diese Äste sind als die Achsenzylinder des Nerven zu betrachten.

Es handelt sich bei dieser Wurzel also um eine sensible Wurzel, deren Ursprungszellen (Ganglion) im Mittelhirndach liegen und deren zentripetale Ausläufer nur kurz sind und fast unmittelbar in den motorischen Trigeminuskern und weiter kaudal (im Facialiskern?) enden.

Der Umfang der Portio motoria ist viel geringer als die sensible Wurzel und wird deshalb als Portio minor bezeichnet.

Ihr Kern liegt dorsal auf dem Niveau des Wurzeleintrittes.

Im Gegensatz zu den Zyklostomen ist er nicht mehr kontinuell mit dem motorischen VII. Kern, weil letzterer hier kaudalwärts gewandert ist und an den motorischen IX. und X. Kern Anschluß bekommen hat; (siehe weiter Kap. V und Fig. 212).

Der Trigeminus der Teleostier.

Bei den *Teleostiern* sind die beiden Abschnitte der *absteigenden sensiblen Trigeminuswurzel* meistens deutlich getrennt, namentlich bei Lophius piscatorius (siehe Fig. 145 und 146), doch auch bei Gadus (Fig. 132).

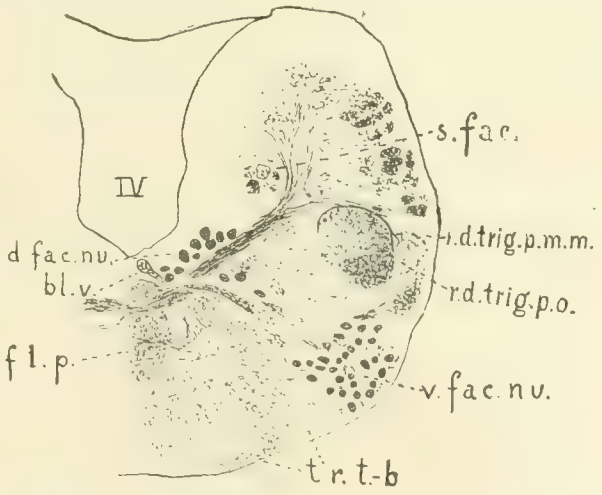


Fig. 145. Unterschied in Farbe und Umfang zwischen dem Pars maxillo-mandibularis (r. d. trig. p m. m.) und dem Pars ophthalmicus (r. d. trig. p. o.) des Trigeminus bei Lophius piscatorius. (Vergl. Fig. 132.) (Zeichnung von Droogleever Fortuyn).

In der Oblongata verläuft der R. ophthalmicus ventral von den etwas kaudaler eingetretenen losen Faszikeln des Ramus

maxillo-mandibularis, von welchem er sich durch die dunklere Farbe unterscheidet (siehe Fig. 145, 132).

Der dorsale und ventrale Abschnitt der absteigenden Trigeminuswurzel, des Pars maxillo-mandibularis und des Pars ophthalmicus, verlaufen mehr kaudal bei Lophius ganz getrennt (v. Valkenburg): Zwischen diesen beiden tritt der Nervus vagus aus (Fig. 146). Die dorsale Abteilung kommt dann mehr und mehr dorsal und endet unter steter Abgabe von Markfasern in das benachbarte Grau, (Fig. 146), noch bevor die spinalen Nerven eintreten.

Die ventrale Abteilung, der R. ophthalmicus, reicht weiter kaudalwärts und verliert dort einen beträchtlichen Teil seiner Fasern. Was noch übrig bleibt, wird umgeben von zwei Nervenbündeln, aufsteigende Fasern des ersten und zweiten sensiblen Zervikalnerven, die — wie ich bei der Beschreibung des Rückenmarkes erwähnte — starke Wurzelbündel in frontale Richtung (Fig. 70) schicken.

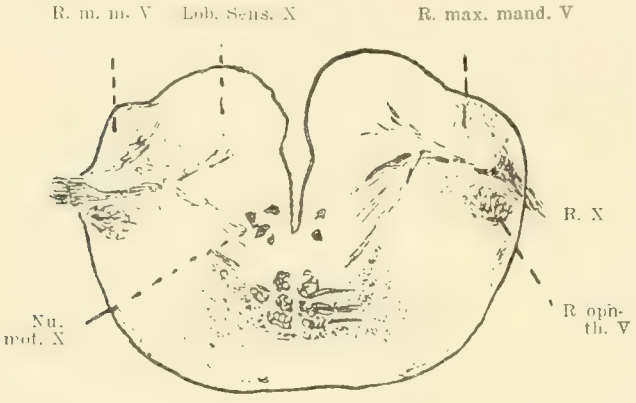


Fig. 146. Trennung des R. max. mand. V von dem R. ophthal m. V durch die eintretende X Wurzel. Der R. max. mand. fängt an zu enden. Der R. ophthalmicus geht weiter kaudalwärts

Erst hinter dem ersten Spinalnerven entzieht der R. ophthalmicus V sich einer weitern Verfolgung.

Wir finden also auch hier, daß der Kieferast sich mehr in der Oblongata auflöst, während der Ramus ophthalmicus, der die ventralste Lage in dem deszendierenden Bündel einnimmt, am weitesten kaudalwärts absteigt und Korrelationen mit dem Rückenmark (Schultergürtel und Brustflossen) hat.

Wahrscheinlich ist diese Sachlage wichtig mit Hinsicht auf Flossenreflexe, welche von Kopfempfindungen (Angelapparat) ausgelöst werden.

Obwohl die graue Substanz der Rad. spin. V frontal bei manchen Teleostiern etwas reichlicher ist (Nucl. princeps, V Fig. 302), ist auch hier eine in dieser Region entstehende V. Schleife nicht nachweisbar, obschon wenige gekreuzte Fasern zum kaudalen Abschnitt der Mittelhirnbasis ziehen. Dagegen kommen aus dem großen spinalen Kern zahlreiche Bogenfasern hervor, worunter auch solche zum Mittelhirndach. Sie sind begleitet von sekundären Fasern der zervikalen Sensibilität und sind den Edingerschen Fasern der primitiven vitalen Sensibilitätsleitung zu homologisieren.

Außer der deszendierenden, sensiblen Wurzel ist auch bei den Teleostiern eine *sensible mesenzephale Wurzel* vorhanden, welche zuerst von van Gehuchten beschrieben wurde.

Die Ganglienzellen jener Wurzel liegen bei diesen Tieren jedoch nicht in der dorsalen Mittellinie des Tectum opticum, sondern haben sich unter dem frontalen Abschnitt desselben angehäuft, oder dort, wo das Tektum in die posthabenuläre Region des Gehirns übergeht (nahe dem Niveau der Commissura posterior; Fig. 147).

Dort bilden sie rechts und links einen Kern von birnenförmigen, großen Zellen mit kurzen, sich bald, aber spärlich, verästelnden Dendriten.

Der periphere Ausläufer (eigentlich Hauptdendrit) dieser Zellen verläuft unterhalb des Ventriculus tecti optici rückwärts und tritt in dem frontalsten Abschnitt des V. Wurzel-Austrittes aus, etwa auf demselben Niveau, wo auch die motorische V. Wurzel austritt, dorsal von und parallel derselben.

Obschon es wahrscheinlich ist, daß die peripheren Ausläufer in den mandibulären Ast gehen, ist dies bei den Teleostiern nicht sicher bekannt. Wohl erhält man den Eindruck, daß sie Fasern abgeben (aus dem Dendrit entstehenden Axonen), die das Niveau des Wurzelaustrittes nach hinten überschreiten und dem motorischen Trigeminus (und Facialis?) -Kern zustreben.

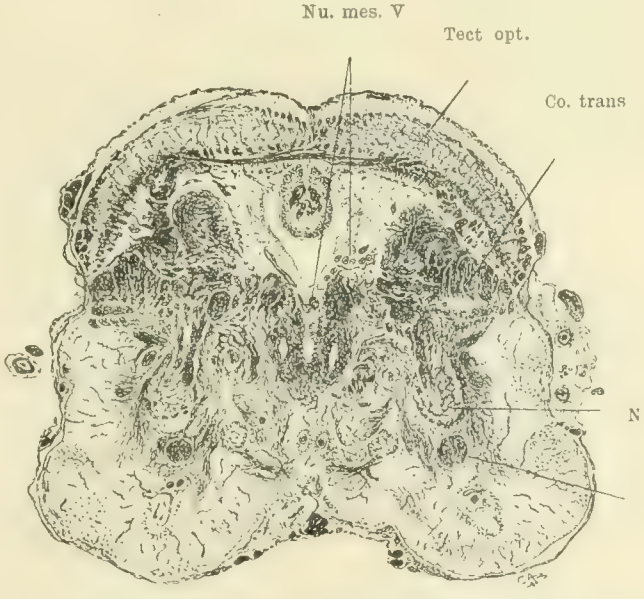


Fig. 147. Lage des mesenzephalen Trigeminuskernes unter dem vorderen Tektumabschnitt bei Monopterus albus; n. Van der Horst.

Die *motorische V. Wurzel* der Teleostier — die Portio minor — weist zentral je nach dem Tier, welches man untersucht, verschiedene Verhältnisse auf, welche von der Lage ihres Kernes abhängen (vergl. Kap. V).

Man findet bei den Knochenfischen — je nach der Ausbildung der Bahnen, welche den Kern reizen (namentlich der sekundären Geschmacksbahnen: Zyprinoiden, Siluroiden, in andern Tieren auch unter Einfluß zerviko-bulbärer Reflexe: Lophius, Orthagoriscus) eine sehr verschiedene Topographie, indem der hintere Abschnitt des Kernes die Tendenz hat, sich in ventro-lateraler und kaudaler Richtung zu verlagern (Neurobiotaxis).

Bei einigen (Clupea, Osmerus) hat nur ein kleiner (kaudaler) Abschnitt eine Verlagerung in ventrolateraler Richtung erfahren, bei andern fast der ganze Kern (Fig. 223).

Angesichts der Tatsache, daß der hintere V. Kernabschnitt in dem Grade und der Richtung seiner Migration eine sehr große Analogie mit dem Facialiskern zeigt, ist es möglich, daß er denjenigen Abschnitt der V. Muskulatur innerviert, welche am meisten mit der Facialismuskulatur zusammenwirkt, d.i. den Retractor mandibulae. Übrigens verweise ich nach Kapitel V.

Der Trigeminus der Amphibien.

Die Teleostier sind im allgemeinen scharf differenzierte Tiere.

Bei den *Amphibien* sind die Verhältnisse in diesem Gebiet nicht so leicht übersichtlich und nicht überall dieselben.

Bei den geschwänzten Amphibien — wobei außer dem Vagus auch der Glossopharyngens und Facialis noch Hautäste aufweisen, wird die deszendierende V Wurzel von Fasern aus diesen drei Nerven verstärkt (Vergl. S. 294). — Beim Frosch könnte ich darin nur Zusätze aus dem Vagus nachweisen (Fig. 134 *B*).

Dabei machen die Präparate des Frosches den Eindruck, daß ein Teil des dorsalen Abschnittes der Radix descendens sich bereits in der Region der Oblongata in dem, dem Ventrikel benachbarten Grau erschöpft.

Interessant ist aber die von Wallenberg beim Frosch auf degenerativem Wege festgestellte Tatsache, daß ein großer Teil der deszendierenden V. Wurzel dort bis in das Lumbalmark (ins 8. Spinalsegment) absteigt, teilweise am Calamus kreuzend, und, den lateralen Abschnitt der Hinterstränge bildend, zu der Vergrößerung des Hinterstrangareales beiträgt (Vergl. S. 153): Es handelt sich dabei um Ophthalmicusasern.

Ebenso wie bei den Teleostiern die Sensibilität des Kopfes besonders in Korrelation tritt mit der zervikalen Sensibilität und (indirekt) mit der Motilität der Brustflossen, so wird beim Frosche eine Korrelation zwischen der Sensibilität der vordern Kopfspitze und der Sensibilität und Motilität des Lumbalmarkes zustande gebracht, was (Valkenburg) damit in Verbindung stehten dürfte, daß, ebenso wie bei manchen Fischen, die Brustflossen die wichtigsten Organe für die Fortbewegung des Körpers sein dürften, diese Rolle bei den Fröschen von den hintern Extremitäten erfüllt wird.

Die deszendierende V. Wurzel der Amphibien hat auch eine Projektion auf das Mittelhirn. Schon beim Axolotl sind von Herrick in dem Grau dieser Wurzel Zellen nachgewiesen (deren Dendriten auch mit dem Grau des Fasc. solitarius in Verbindung stehen), deren Achsenzylinder nach Kreuzung zum Tectum opticum aufsteigen, wo sie kaudal von den spinotektalen Fasern und im Anschluß an dieselben enden. Ebenso wie die spinotektalen Fasern sind die tektalen Fasern des Trigeminus als sekundäre Bahnen der primitiven, vitalen Sensibilitätsleitung zü betrachten.

Auch beim Frosch gibt es solche Fasern aus der Region des spinalen V Kernes.

Ob aber aus dem frontalsten Abschnitt jener grauen Substanz, dem sog. frontalen sensiblen Trigeminuskern, bereits eine Projektion (Trigeminusschleife) zum Zwischenhirn hervorgeht, ist zweifelhaft.

Von Bindewald wurde bei Proteus eine kommissurelle Verbindung jener Kerne beschrieben (Commissura intertrigemina), deren Natur jedoch noch einer weiteren Untersuchung bedarf (Fig. 148 Com. cb?).

Auch die *sensible mesenzephale Wurzel* ist bei den Amphibien vorhanden (Cajal, Johnston, Herrick) und liegt, wie bei den Haien, hauptsächlich nahe der Mittellinie des Tectums (Fig. 148). Die Zellen dürften sich aber nicht so weit frontalwärts ausdehnen, wie bei den letztgenannten. Interessant ist eine Wahrnehmung Johnston's, der bei Larven von Amblystoma und Desmognathus jene Zellen in einer so oberflächlichen Lage fand, daß diese an die Lage der intramedullären sensiblen Ganglienzellen, der Rohon-Beard'schen Zelle der Fische erinnert, mit denen diese Zellen tatsächlich zu homologisieren sind. Silberpräparate zeigen, daß sie im Prinzip denselben Bau haben wie bei den übrigen Tieren.

Der Verlauf der kaudalen Fortsätze (Fig. 148) ist derselbe wie bei allen andern Tieren.

In der Nähe der motorischen Wurzel zieht das Bündel lateralwärts, und tritt mit den Fasern der sensiblen Radix descendens V aus. Bevor er austritt, gibt er Kollateralen (eigentlich seine Achsenzylinder) an den motorischen Trigeminuskern und sogar an den motorischen Facialiskern ab (Herrick).

Die *motorische V. Wurzel* (Vergl. Kapitel V) auch bei den Amphibien bedeutend kleiner als die sensible, entstammt einem auf dem Niveau des Wurzeleintrittes dorsal gelegenen Kern.

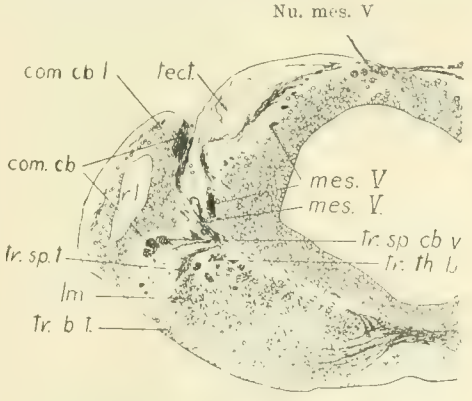


Fig. 148. Lage des Nucleus mesencephalicus Trigemini bei Necturus; n. C. J. Herrick.

Beim Frosch liegt der motorische Facialiskern in seiner direkten Nähe [1]) (ohne damit jedoch kontinuell zu sein, wie bei den Zyklostomen).

Der Trigeminus der Reptilien.

Bei den *Reptilien* zeigt der sensible Trigeminus große Unterschiede, je nach der untersuchten Ordnung.

Am größten ist er bei Krokodillen, wo namentlich die deszendierende Wurzel sehr auffällt (Fig. 150.) was mit der Verlängerung der Schnauze bei diesen Tieren zusammenhängt.

Schon makroskopisch sieht man, daß die mächtige Entwicklung der Radix descendens den vierten Ventrikel zu einer schmalen Spalte einengt. (Fig. 149.)

[1]) Bei den geschwänzten Amphibien liegt der motorischen Facialiskern weit davon entfernt, in der Nähe des motorischen Glossopharyngeus- und Vaguskernes.

Bei den Schlangen dagegen ist die mesenzephale Wurzel sehr stark.

Bald nach seinem Eintritt gibt der Trigeminus (Beccari, Ingvar) einige Fasern zum Cerebellum ab, welche dem oberen Abschnitte desselben zu entstammen scheinen und also der Sensibilität der unteren Äste (Muskelsensibilität?) entsprechen dürften.

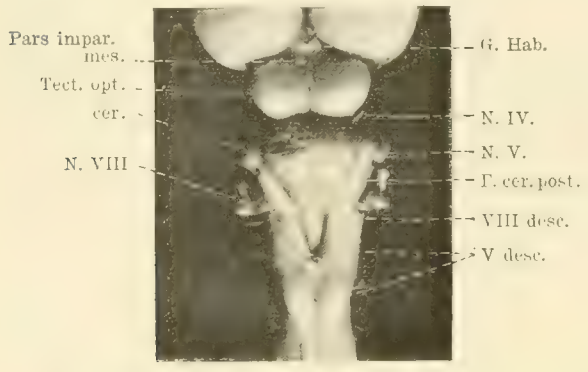


Fig. 149. Obere Ansicht des Hirnstammes von Crocodilus porosus.
Man beachte die Einengung des Ventrikels durch die starke Entwicklung der somato-sens. Region (besonders des V. desc.).

Diese Fasern begleiten die dorsale spino-cerebellare Bahn (siehe Fig. 369).

In der Oblongata zeigt sich bloß ein geringer Unterschied in der Struktur des obern (maxillo-mandibulären) und des unteren (ophthalmischen) Abschnittes.

Die deszendierende Wurzel kommt allmählich dorsaler, und auf dem Niveau des Vaguseintrittes schließen sich die Hautfasern jenes Nerven ihm an (Fig. 135). Der ventralste Abschnitt scheint auch hier am weitesten kaudalwärts abzusteigen. Wie weit er absteigt, ist aber ohne degenerativen Untersuchungen nicht zu sagen.

Die deszendierende Wurzel ist beim Alligator auf ihrer ganzen Länge von einer Säule grauer Substanz, dem sog. Grau der deszendierenden V. Wurzel, begleitet, wie es auch bei niedern Wirbeltieren der Fall ist.

Frontal von dem Niveau des VI. und VII. Kernes fängt diese graue Substanz der Wurzel mächtig zu schwellen an und wird sie bald zu einem großen nierenförmigen Körper, dessen Hilus medialwärts gerichtet ist. Dies ist der frontale sensible V. Kern (Fig. 150), der auf dem Niveau des motorischen V. Kernes, den er fast berührt, seinen größten Umfang erreicht.

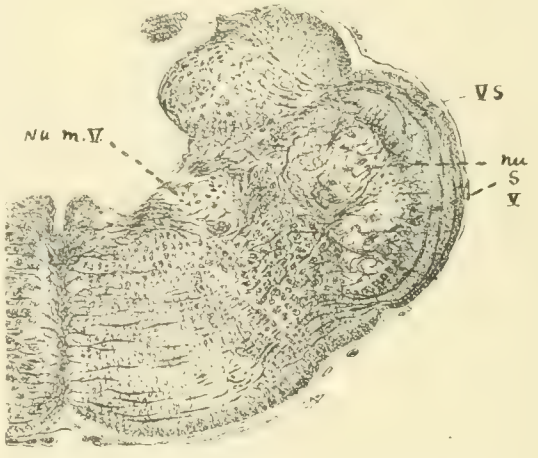


Fig. 150. Frontaler sensibler Trigeminuskern bei Alligator sklerops; nach de Lange.

Dort ist die graue Substanz beim Alligator viel mächtiger entwickelt

und unterscheiden sich die Reptilien von den niedern Tieren besonders dadurch, daß hier ein ausgeprägter *frontaler sensibler Trigeminuskern* vorkommt.

Als *spinaler Trigeminuskern* ist das Grau zu betrachten, welches auf dem Niveau des ersten Zervikalnerven den Kopf des Hinterhornes bedeckt. Dieses Grau weist zuerst bei den Reptilien einen gelatinösen Bau auf (Substantia gelatinosa Rolando), welcher jedoch bei den Vögeln (Fig. 88 *A*) und namentlich bei den Säugern (Fig. 111 und 113) viel ausgeprägter wird.

Aus beiden Kernen kommen sekundäre Fasern zum Vorschein.

Die aus dem *frontalen sensiblen V. Kern* traversieren den Kern teilweise. Sie begeben sich zum Teile in etwas dorsaler Lage zu der kontralateralen Hälfte der Oblongata und sind vielleicht Reflexfasern für den motorischen Kern der andern Seite. Doch begeben sich auch gekreuzte Fasern aus diesem frontalen sensiblen V. Kern in ventraler Richtung. Ob diese bereits eine Trigeminusschleife darstellen, d. i. ob Fasern aus diesen Kern zu den Thalamuskernen ziehen, läßt sich ohne weiteres nicht sagen. Es ist mir jedoch wahrscheinlich, daß eine solche Trigeminusschleife aus dem frontalen V. Kern hier schon vorhanden ist, weil auch der mediale Thalamuskern (b.) (siehe Kapitel VIII) schon bei den Reptilien anfängt sich auszubilden und dieser Kern, wie bei den Säugern, ein thalamischer V. Kern sein dürfte.

Es wäre nicht befremdend, gerade bei den Reptilien zuerst diesen Projektionsweg zu finden, der (wie die mediale Schleife des Rückenmarkes) eine höhere Bedeutung haben dürfte, weil man auch grade hier in dem peripheren Trigeminusgebiet zahlreiche zusammengesetzte Tastkörperchen (u. a. PACINI'sche Körperchen) findet, die einer höheren Sensibilitätsprojektion entsprechen dürften.

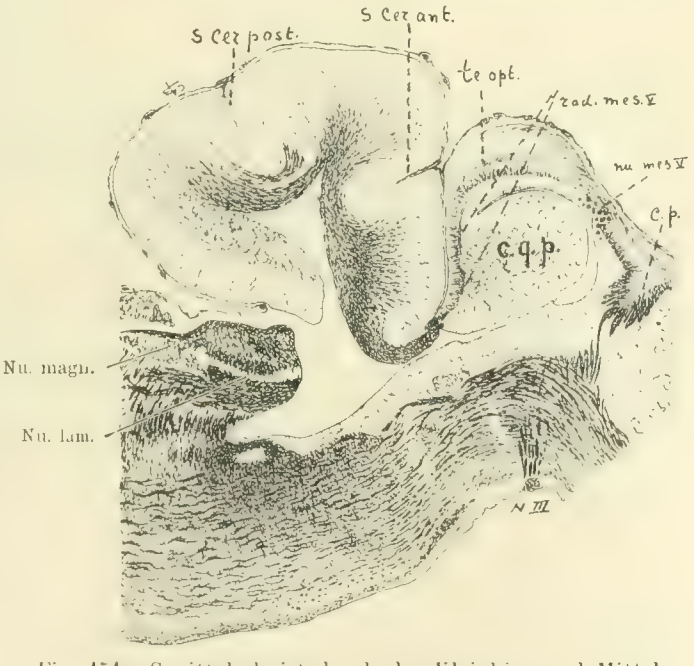


Fig. 151. Sagittalschnitt durch das Kleinhirn und Mittelhirn von Alligator sklerops; n. DE LANGE.

Aus dem Grau des *spinalen V. Kernes* und dem angrenzenden Rückenmarksgrau gehen kreuzende Bogenfasern hervor, welche meistens als kurze Reflexfasern zu den benachbarten motorischen Zentren

zu deuten sind und reflektorische Kopf- und Nackenbewegungen hervorrufen, teilweise auch spino-mesenzephale (EDINGERsche) Fasern sein dürften.

Wie bei den andern Tieren ist auch bei den Reptilien die Radix descendens nicht der einzige sensible Trigeminusabschnitt. Auch hier kommt eine *Radix sensibilis mesencephalica* vor, welche von JOHNSTON für die Schildkröten, von v. VALKENBURG auch für die übrigen Reptilien beschrieben wurde.

Beim Alligator und bei Chelone finden sich ihre Zellen über die ganze Länge des Tectums und kommt — ähnlich wie bei Scyllium — ein unpaarer Mediankern vor, der sich beim Alligator in dem *frontalsten* Drittel, nahe der Commissura posterior (Fig. 151), bei Chelone im hintern Abschnitt des Tektums anhäuft.

Fig. 152. Mesenzephaler Trigeminuskern einer Schlange: Eunectes; Sagittalschnitt n. v. VALKENBURG.

Bei Eidechsen und Schlangen findet man die Zellen nicht so sehr in der dorsalen Medianlinie als etwas lateral davon, durch die ganze Länge des Tektums. Sie häufen sich, namentlich bei den Schlangen, im *hintersten* Abschnitt zu einem ganz mächtigen Kern (Fig. 152), der deshalb bei der Schlange so groß sein dürfte, weil die Unterkiefermuskulatur, deren Sensibilität sie innervieren (siehe die Betrachtung am Schluß dieses Kapitels) dort so groß ist.

Die Wurzel verläuft in üblicher Weise lateral von der aufsteigenden Trochleariswurzel nach hinten. Am besten ist sie zu folgen auf Frontalschnitten, namentlich bei der Schlange wo sie (Fig. 153, Boa constrictor) kurz vor ihrem Austritt ein dickes Bündel seitlich vom hinteren Längsbündel bildet. Sie tritt parallel mit der motorischen Wurzel nach außen, wobei ihre Fasern sich der Portio minor anschließen.

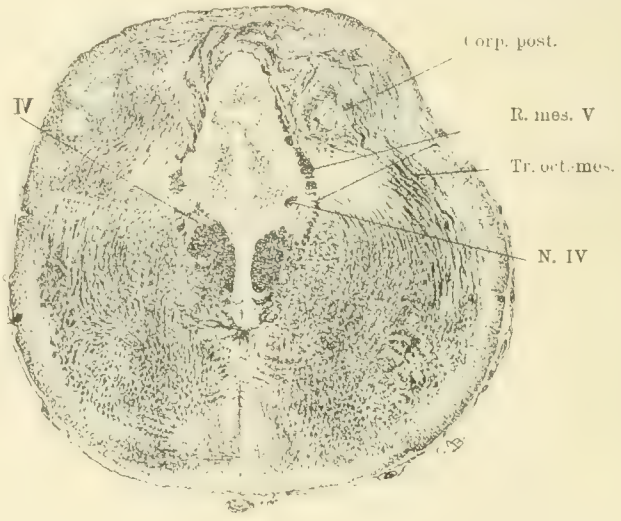


Fig. 153. Verlauf der mesenzephalen Trigeminuswurzel bei Boa Constrictor.

Die *motorische Trigeminuswurzel* der Reptilien entstammt einem Kern, der in Lage und Bau gewissermaßen an den entsprechenden Kern bei manchen Teleostiern erinnert.

Bei den aquatilen Reptilien (Schildkröten und Krokodilen) liegt er größtenteils dorsal (Fig. 150) und ist nur ein kleiner kaudaler Abschnitt in ventrolateraler Richtung verlagert (siehe Figur 244 und 245, Kapitel V).

Bei den Eidechsen ist die ventro-laterale Verlagerung des Kernes weitergeschritten und dehnt sich über einen größern Abschnitt desselben aus, während der Kern sich bei den Schlangen in seiner Totalität von dem Ventrikelboden entfernt hat. (Fig. 240).

Daß die Verlagerung des Kernes eine ventro-kaudale Tendenz aufweist, hängt hier wahrscheinlich zusammen mit den oben erwähnten Reflexfasern aus dem spinalen Trigeminus-Kern und mit Schaltneuronen aus dem sensiblen Grau des Rückenmarkes, weil diese Fasern in den Vorderseitenstrang laufen.

Der Trigeminus der Vögel.

Der Trigeminus der *Vögel* weist in seinen peripheren Verästelungen sehr auffallend gebaute Endorgane auf: die Körperchen von GRANDRY und HERBST, welche namentlich in der Wachshaut des Schnabels, erstgenannte auch in der Zunge, vorkommen. Bei den GRANDRY-Körperchen

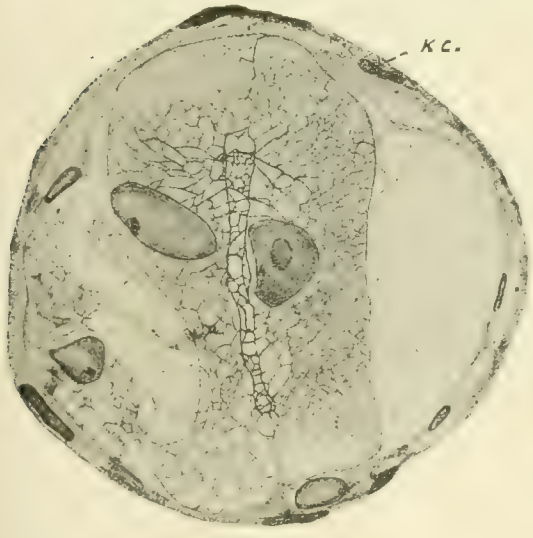


Fig. 154 A. Querschnitt durch ein Körperchen von GRANDRY, n. HERINGA.
Zwischen den Sinneszellen Fibrillen des sensiblen Trigeminus, welche in die Zellen übergehen.

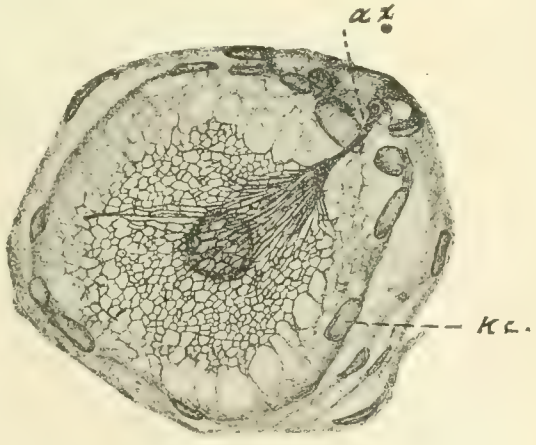


Fig. 154 B. Längsschnitt durch ein Körperchen von GRANDRY, n. HERINGA.
Übergang der Trigeminusfibrillen in der Zelle.
a. z. = afferenter Nerv. *K. z.* = Kapselzellen.

handelt es sich um zusammengesetzte Endorgane, aus zwei oder drei Sinneszellen gebaut, worin die Fibrillen der sensiblen Fasern eindringen (vergl. Fig. 154).

Ein HERBSTsches Endorgan ist in Fig. 27 wiedergegeben.

Die Mehrheit der Fasern endet aber in freien Endigungen oder als Tastscheiben, was die Haut anbelangt, und in Muskelspindeln, insofern es die Muskeln betrifft.

Die Größe des sensiblen Astes wechselt mit der Größe und Ausbildung des Kopfes, namentlich des Schnabels.

Betreffs der *Radix descendens* ist im Gegensatz zu den Reptilien auffallend, daß der frontale sensible Trigeminuskern, welcher beim Alligator noch kontinuierlich war mit der übrigen grauen Substanz der deszendierenden V. Wurzel, hier ein fast selbständiger, mehr dorsal liegender Kern geworden ist, der daher als *sensibler dorsaler Hauptkern* (Fig. 155) bezeichnet wird. Dieser Kern, der viele große Zellen enthält, ist durch eine deutliche Markkapsel von der Umgebung getrennt. Er empfängt zwar eine große Zahl von sensiblen V. Wurzelfasern, aber liegt nicht in der direkten Fortsetzung des spärlichen Graues der Radix descendens, welche in etwas ventralerer Ebene kaudalwärts läuft, nur von wenig grauer Substanz begleitet.

Fig. 155. Frontal- sensibler und motorischer Trigeminuskern eines Vogels (Catharishes Urubu).

Die R. descendens zieht nach hinten unter dem Eintritt des Vagus entlang, von welchem sie somatische Fasern aufnimmt, steigt in dorsaler Richtung auf an der Grenze von Oblongata und Rückenmark und besitzt dort wieder eine erheblichere Masse grauer Substanz: den spinalen sensiblen Trigeminuskern (vergl. Fig. 88 *A*).

Ich neige der Annahme zu, daß der vordere sensible V. Kern überwiegend maxillo-mandibuläre Fasern bekommt, und daß wir darin also hauptsächlich den Kern des Schnabels sehen müssen, während die Radix descendens hier vielleicht überwiegend ophthalmische Fasern führen dürfte.

Ob die Trigeminuswurzel bei den Vögeln Fasern zum Zerebellum abgibt ist nicht sicher, aber keineswegs ausgeschlossen.

Aus dem frontalen *sensiblen Hauptkern* entstehen mindestens zwei

Systeme sekundärer Fasern. Das eine besteht aus groben Fasern, die dorsal kreuzen und an der entgegengesetzten Seite sich in die Substantia reticularis des Bulbus auflösen. Das zweite System, bis jetzt nur bei Vögeln nachgewiesen, ist der *Tractus quinto-frontalis* Wallenbergs, welcher nach teilweiser Kreuzung im Bulbus nach dem basalen Abschnitt des Vorderhirns verläuft und dadurch Gefühlsempfindungen des Kopfes, „Oralsinn", mit dem Olfaktorium korreliert. Eine V Schleisse ist nicht nachgewiesen, wohl gibt der Kern sekundäre Fasern an den untern Abschnitt des Nucl. lateralis mesencephali und an die tiefere Schicht des Tectum opticum ab (Tr. *quinto-mesencephalicus*; Wallenberg).

Aus dem *spinalen Quintuskern*, welcher namentlich beim Kasuar mit einer ausgedehnten Kappe gelatinöser Substanz bedeckt ist (Fig. 88 *A*), gehen ebenfalls gekreuzte Fasern hervor, die größtenteils in der umgebenden Substantia reticularis motoria enden, aber auch teilweise in dem anterolateralen Bündel zum Mittelhirn und hintern Thalamus ziehen dürften und als primitive Gefühlsbahn des Trigeminus zu betrachten sind.

Die gelatinöse Substanz selbst dürfte wohl mehr lokale Verbindungen besitzen, deren Natur uns noch nicht genügend bekannt ist (vergl. S. 203—205).

Auch die *mesenzephale Wurzel* dieses Nerven hat einige Eigentümlichkeiten, durch welche sie sich unterscheidet.

Die großen bläschenförmigen Zellen jenes Kernes finden sich bei diesen Tieren zwar bisweilen durch das ganze Tektum hin, aber eine Anhäufung von ihnen findet fast immer in dem hinteren Abschnitt desselben statt. (Fig. 156 und 157.)

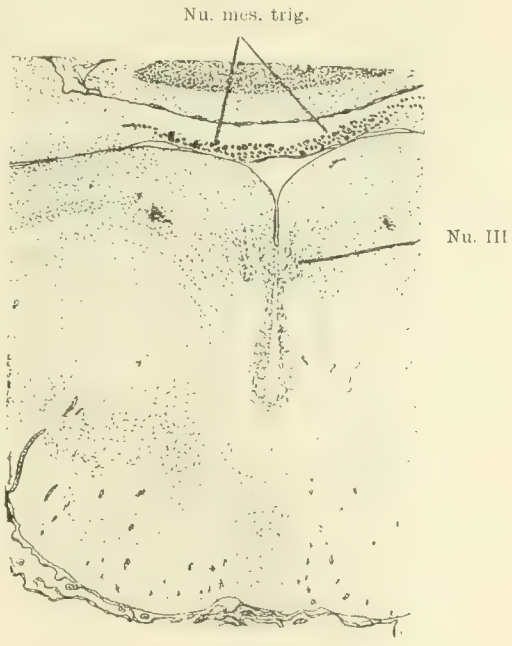


Fig. 156. Mesenzephale Trigeminuszellen van Catharishes urubu.

Bei einigen Vögeln findet man die Zellen hauptsächlich in oder nahe der Mittellinie lokalisiert (Fig. 156 Catharistes), obschon dort auch lateralere Gruppen vorkommen. Bei andern (Storch und Truthahn Fig. 157) sind die Zellen meistenteils lateral gelagert.

Die größte Anzahl findet sich auf dem Niveau des Okulomotoriuskernes und sie begleiten die mesenzephale Wurzel noch eine kurze Strecke nach hinten bis etwa zu dem Niveau des Trochleariskernes. Das Wurzelbündel konnte bis jetzt nicht mit genügender Sicherheit in der extrabulbären

Wurzel verfolgt werden; es liegt aber kein Grund vor, daran zu zweifeln, daß dasselbe in die mandibuläre motorische Wurzel eintritt, und (wie bei den Säugern) für die sensible Innervation der Trigeminusmuskeln dient. Außerdem sind Kollateralen (Achsenzylinder) zu dem medialen (Dach-) Kern des Kleinhirns wahrgenommen worden, während andere in den motorischen Trigeminuskern und Substantia reticularis bis auf das Niveau des Glossopharyngeus verfolgt wurden (Wallenberg).

Fig. 157. Mesenzephalische Trigeminuszellen des Truthahns; n. Kosaka.

Der *motorische Trigeminus* entsteht nur noch bei den primitivsten Vögeln aus einem Kern, der, wie beim Krokodil, fast gänzlich dorsal liegt. Bei allen anderen (Fig. 155 [1])) liegt ein höher differenziertes Verhalten vor, indem die motorische Wurzel aus einem Kern hervorgeht, der ventro-lateral liegt.

Manche seiner Wurzelfasern nehmen nach ihrer Entstehung aus diesem Kern einen bogenförmigen Verlauf in dorsaler, dann in lateraler Richtung, bevor sie austreten.

Dieser knieförmige Verlauf stimmt mit der Tatsache überein, daß der Kern dorsal angelegt ist und erst sekundär in ventro-lateraler Richtung migriert, wie embryologisch leicht nachweisbar ist (Biondi, Bok).

Ein anderer Teil der motorischen Wurzelfasern hat sich aber bei den meisten Vögeln bereits in dem Sinne der neuen Lage des Kernes angepaßt, daß sie direkt

[1]) Bisweilen findet man auch hier noch einen kleinen dorsalen V. Kern der die ursprüngliche Lage beibehalten hat (Biondi).

von dem ventralen Kern zur Peripherie treten (ein Verhalten, welches wir bei den Säugern als das allein vorkommende finden werden).

Der große ventro-laterale Trigeminus-Kern grenzt direkt an den größten der zwei VII. Kerne, der den hinteren Bauch des M biventer innerviert. Bei einigen Tieren ist er sogar damit kontinuell (siehe Kapitel V, Fig. 253—255 und 258).

Der Trigeminus der Säuger.

Bei den *Säugern* spielt der Trigeminus eine sehr wichtige Rolle, weil hier die Schnauze — zusammen mit dem Geruch — vielfach als Explorationsorgan benützt wird.

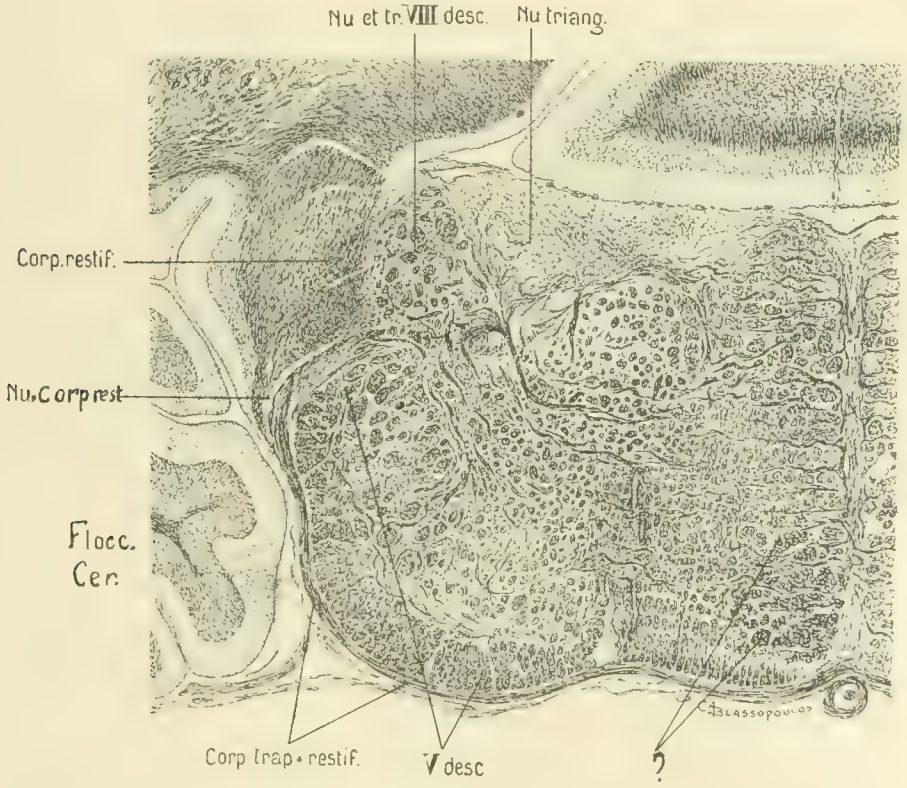


Fig. 158. Die deszendierende Trigeminuswurzel von Echidna. n. SCHEPMAN.

Namentlich ist diese Rolle von Bedeutung bei Tieren, die mit der Schnauze in der Erde wühlen, wie Echidna (Fig. 158), Maulwurf, und Schwein. Beim Maulwurf stellt das Eimersche organ, beim Schwein stellen eine große Zahl von Tastmenisci die Sensibilitätsorgane dieses Nerven dar.

Eine andere, aber nicht weniger wichtige Rolle, spielt der Trigeminus bei Tieren, wie Maus und Katze, wo die Schnurbarthaare eine Funktion

verrichten analog den Tastern der Insekten, zur Orientierung im Raum [1]).

Diese Haare werden, weil sie in ihrem Balg venöse Sinusse aufweisen, auch wohl als „Sinushaare" bezeichnet (Tafel I).

Die Größe der sensiblen Wurzel ist aber nicht nur bedingt von der Feinheit der von ihr perzipierten Wahrnehmungen. Das Areal der Innervierung spielt dabei eine überwiegende Rolle. So erreicht der Trigeminus bei den Monotremen (Fig. 158) wo ihr peripheres Gebiet sich sehr weit ausdehnt, eine ganz auffallende Größe. Letzteres ist aber auch der Fall bei der Feldmaus (Sorex), wo mehr die Feinheit der Innervierung als die Größe des innervierten Areales als Ursache dessen zu betrachten ist.

Das Ausbreitungsgebiet des Trigeminus beim Menschen — (berüchtigt weil er ein vielfacher Sitz von Neuralgien ist) ist in Fig. 159 aangegeben,

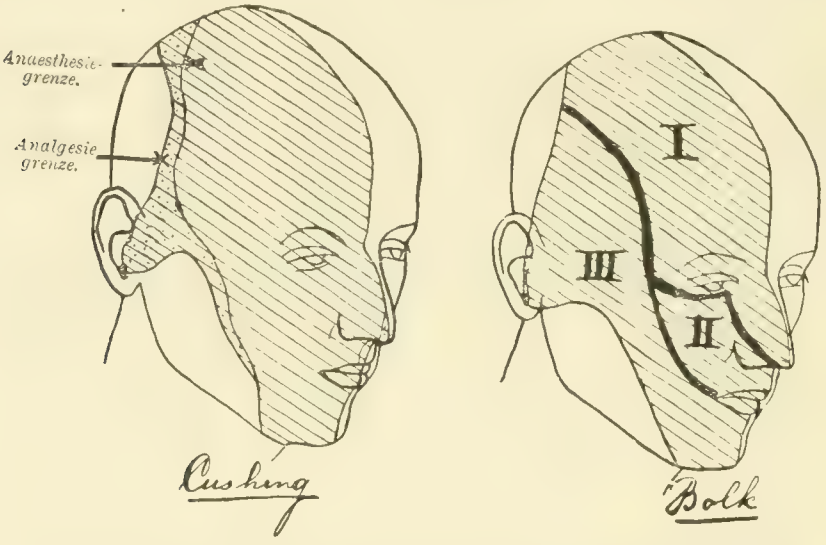


Fig. 159. Trigeminusareal des Menschen. Links, nach Exstirpation des Ganglion Gasseri bestimmt durch CUSHING. Rechts, Dasselbe durch anatomisches Prepariren bestimmt durch BOLK. I, II und III sind die Areale der entsprechenden Äste.

rechts nach einer Präparation BOLK's, links nach einer Bestimmung der Gefühlsgrenzen nach Exstirpation des Ganglion Gasseri durch CUSHING.

Dieses sensible Areal entspricht dem *deszendierenden Ast* (dem sich zentral auch noch somatische Fasern des Glossopharyngeus, und des R. auricularis vagi anschlieszen).

Die zwei Hauptbestandteile desselben, der Pars maxillo-mandibularis und der Pars ophthalmicus Trigemini, sind meistens leicht erkennbar. Hierbei zeigt sich wieder, daß der ophthalmische Teil am frontalsten ein-

[1]) Einige Forscher sind geneigt in den Schnurbarthaaren ein Organ zu sehen, womit das Tier sich über die Breite der Löcher und Gänge orientiert.

Die Nervenendigungen (rot) an einem Tast- oder Sinushaare; n. TRETJAKOFF.

Verlag: De Erven F. Bohn, Haarlem.

Erklärung der Abbildung.

Tafel I. *Sinushaar des Rindes.* Teile des Haarbalges: *A*, äußere Balglamelle; *Ar*, Arterie; *B*, Sinusbalken; *G*, Glashaut; *F*, bindegewebige Fasern; *H*, Haar; *I*, innere Balglamelle; *K*, konischer Körper; *Ki*, Sinuskissen; *P*, Papille; *S*. Sinusraum; *Sch*. schirmförmige Verbreiterung der äußeren Wurzelscheide; *T*, Talgdrüse; *V*, Vene; *W*, Anschwellung der äußeren Wurzelscheide. Nervöse Gebilde: *1*, in den Balg eintretende Nervenbündel; *2*, unteres ringförmiges Geflecht; *3*, einfacher Schaltapparat unterhalb des ringförmigen Geflechtes an der inneren Fläche der äußeren Wurzelscheide; *4*, komplizierter Schaltapparat in derselben Lage; *5*, Schaltapparat auf dem längs der inneren Fläche der äußeren Balglamelle aufsteigenden Bündel; *6*, Schaltapparat in der äußeren Balglamelle; *7*, Schaltapparat in Verbindung mit der baumförmigen Endigung in der äußeren Balglamelle; *8*, Schaltapparat des mittleren Gebietes des Haarbalges; *9*, oberes ringförmiges Geflecht — oberer Nervenring; *10*, Fasern, die in das subpapilläre Bindegewebe nach oben verlaufen; *11*, Endverzweigung in der äußeren Balglage unterhalb des unteren ringförmigen Geflechtes; *12*, dieselbe Endigung in dem mittleren Gebiet des Haarbalges; *13*, dieselbe Endignng im oberen Gebiet der äußeren Balglamelle; *14*, Endkolben mit einem zentralen Endfaden; *15*, Endkolben mit verzweigtem Endfaden (Golgi-Mazzonisches Körperchen); *16*, eingekapselte Endverzweigung mit plättchenförmigen Verbreiterungen; *17*, baumförmige Endigung, präterminale Endigung; *18*, dieselbe Endigung, Spindelendigung; *19*, dieselbe Endigung, Knäuelform; *20*, Endigung auf dem Sinusbalken; *21*, sensible Endplatte unterhalb der Wurzelscheidenanschwellung; *22*, sensible Endplatte an der Wurzelscheidenanschwellung; *23*, sensible Endplatte im konischen Körper; *24*, verzweigte Endplatte, die dem Boden der Talgdrüse anliegt; *25*, Tastscheibe in der oberen Hälfte der Wurzelscheidenanschwellung; *26*, Tastscheibe in der unteren Hälfte der Wurzelscheidenanschwellung; *27*, unteres ringförmiges Geflecht oder unterer Nervenring; n. Tretjakoff.

tritt und daß der maxillo-mandibuläre Teil erst kaudaler hinzukommt.

Ob der V direkte Wurzelfasern in das Zerebellum schickt, ist noch immer eine umstrittene Frage, woraus wohl hervorgeht, daß, wenn es solche gibt, dieselben jedenfalls auch bei den Säugern spärlich sind [1]).

Wie üblich, legt sich der ophthalmische Teil am meisten ventral, der maxillo-mandibuläre am meisten dorsal in der Oblongata.

Dies wurde von BREGMANN, BOCHENEK und WALLENBERG für das Kaninchen nachgewiesen. Letzterer Autor konnte sogar beim Menschen zeigen, daß von dem mandibulären Teil des Ramus lingualis V wieder am meisten dorsal läuft und sich dem Fasciculus solitarius nähert (siehe Fig. 143).

v. VALKENBURG hat die ventrale Lage des R. ophthalmicus für den Menschen bestätigen können und fand außerdem — wie BREGMANN für das Kaninchen — daß der ophthalmische Abschnitt am weitesten kaudalwärts reicht, wie es auch bei niedern Wirbeltieren den Fall ist.

Wie weit die Radix descendens Trigemini in das Halsmark hinunterzieht, ist für die verschiedenen Säugerordnungen verschieden. Bei manchen dürfte sie jedenfalls mit ihren kaudalsten Ausläufern ins zweite Zervikalsegment [2]) reichen.

Auch physiologisch läßt zich nachweisen, daß die Reize aus dem obern Abschnitt des Kopfes (Umgebung des Auges) den größten Einfluß auf die Bewegungen der Halsmuskel haben und daß die maxillo-mandibulären, wenigstens die letztgenannten Fasern, mehr Bulbärreflexe auslösen.

Fig. 160 Verschiedene Topographie des Radix descendens N. V. (Schwarz) beim Igel (links) und Ameisenbären (rechts) nach v. VALKENBURG.

Es ist interressant, daß die Lage, welche der deszendierende Quintus in der Oblongata einnimt, nicht bei allen Säugern dieselbe ist (VAN VALKENBURG).

Bei einigen liegt der halbmondförmige Querschnitt dieses Bündels mehr peripher und bildet sogar eine Ausbuchtung der Oblongata (siehe Fig. 160, Erinaceus), bei andern ist auf demselben Niveau die obere Spitze des Halbmondes (der pars maxillo-mandibularis) viel mehr nach innen

[1]) Aus myelogenetischen Untersuchungen scheint mir dies nicht ausgeschlossen.

[2]) Schon deshalb, weil der erste Zervikalnerv meistens keine sensible Wurzel hat und eine sensible Korrelation mit dem zweiten Zervikalsegment wohl vorliegen wird.

gedreht und nähert sich mehr dem Ventrikelboden (siehe Fig. 160: Tamandua).

Diese Verschiedenheiten hängen offenbar mit der verschiedenen Ausbildung und Funktion der entsprechenden Trigeminussensibilität zusammen.

So dürfte beim Ameisenbären, der mit seiner außerordentlich langen Zunge seine Nahrung aufnimmt, wohl eine besondere Ausbildung der Zungensensibilität die Ursache sein einer stärkeren Entwicklung der Lingualisfasern und eines vermehrten Anschlusses derselben an die dorsal verlaufenden Fasern des Rachens und Kehlkopfes (F. solitarius).

Überhaupt muß man die eigentümlichen Lageverhältnisse in dem Trigeminus descendens nicht als bloßen Zufall auffassen, worauf bereits VAN VALKENBURG hinwies, sondern muß darin eine durch neurobiotaktische Einflüsse bedingte Anordnung sehen, wodurch die Fasern so geordnet werden, daß Bahnen, welche oft zugleich gereizt werden, zusammen laufen.

Deshalb fanden wir auch die Trigeminussensibilität des Innenraumes der Mundhöhle (namentlich vom R. mandibularis innerviert) bei allen Tieren zentral am meisten derjenigen des Rachens, Kehlkopfes und der Speiseröhre (Fasc. solitarius) genähert. Daß diese Annäherung bei den Säugern mehr hervortritt als bei den Nichtsäugern, braucht uns nicht zu befremden, weil, wie bereits im Anfange erwähnt wurde, bei den Säugern die Sensibilität des Innenraumes des Mundes durch die Entwicklung der Backenmuskulatur den Charakter einer sekundären viszeralen Sensibilität erhält. Auch tritt zuerst bei den Säugern das Kauen der Nahrung auf, wodurch auch eine weitere Korrelation des Mundtrigeminus mit Palatum- und Rachensensibilität zustande kommt. Die Fasern des ersten Astes, aus der Umgebung der Augen und von den Augen selber herstammend, suchen dagegen den intimsten Anschluß an die Bahnen, welche in dem ventralen Tegmentum bulbi verlaufen, wo u. m. aufsteigende spino-mesenzephale Fasernbahnen und gekreuzte Reflexbahnen des Octavus enden, und reichen bis zu den Halszentren, an dessen Sensibilitätsareal das ihrige grenzt, hinab.

Eigentümlich ist dabei, daß die Fasern des zweiten Astes (R. maxillaris) manchmal einen näheren Anschluß an die ophthalmischen Fasern haben als an die mandibulären. Diese R. secundus spielt namentlich bei der Innervation der Schnurbarthaare der Tiere und im Oralsinn eine große Rolle, stimmt also darin mit dem Ramus ophthalmicus überein, daß sie besonders für Perzeptionen der Außenwelt dient [1]).

Die Radix descendens wird von kurzen Neuronen begleitet, welche verschiedene Höhen ihrer grauen Substanz untereinander verbinden und welche bei einer Degeneration der Wurzel intakt bleiben. (MARBURG und BREUER: Fibrae concomitantes Trigemini.)

Bei fast allen Säugern sind der frontale und der spinale *Trigeminus-*

[1]) KÖLLIKER spricht sogar von einem mandibulären und einem maxillo-ophthalmischen Abschnitt bei Echidna und Ornithorhynchus, was jedoch mit der Entwicklung jenes Nerven streitet (siehe S. 318).

kern kräftig entwickelt. Beide empfangen Fasern des maxillo-mandibulären und des ophthalmischen Astes, aber gerade wie bei den Vögeln erhält der frontale sensible Trigeminuskern Hauptkontingent von den maxillo-mandibullären Fasern, während der spinale V. Kern überwiegend ophthalmische Fasern empfangen dürfte. (Van Valkenburg.)

Der frontale Trigeminuskern ist bei manchen Säugern größer als bei Vögeln, liegt aber nicht so weit dorsal und enthält neben großen Zellen viele kleinere Elemente.

Der spinale Trigeminuskern ist mit einer ausgeprägten Substantia gelatinosa bedeckt, welche dem frontalen Kern völlig fehlt (Fig. 111—115).

Schon hieraus geht hervor, daß beide Kerne wenigstens teilweise verschiedenen Funktionen dienen dürften, und daß der spinale Kern mehr dem Körper der Rückenmarkshinterhörner ähnlich ist, der ebenfalls mit einer gelatinösen Kappe bedeckt ist. (Fig. 105 und 106).

Der frontale Kern ist dem gegenüber mehr den medialen Schleifenkernen des Rückenmarkes (Nuclei Goll und Burdach) homolog.

Dies geht hervor aus den aus ihnen hervorgehenden aufsteigenden Projektionsbahnen.

Sowohl aus dem spinalen Trigeminuskern als aus dem frontalen V Kern der Säuger entstehen sekundäre Bahnen.

An erster Stelle kurze Neuronen zu den umgebenden retikulären Zellen: meistens kreuzende, aber auch ungekreuzte Fasern.

Außerdem gehen aus beiden Kernen längere, frontale, sekundär sensible Bahnen hervor, welche jedoch verschiedenen Charakters sind.

Aus dem *frontalen Kern* entstehen die Fibrae transversae trigemini oder die sekundäre dorsale Quintus-Bahn, weil sie die Oblongata dorsal durchqueren.

Es sind *Reflexfasern*, welche namentlich aus dem dorsomedialen Abschnitt des Kernes entstehen und zum motorischen V. Kern der andern Seite, auch zum Oculomotoriuskern ziehen (dors. sek. V Bahn Fig. 161).

Die *frontale Trigeminusschleife* entsteht aus demselben Kern aus relativ kleinen Zellen, als dünne Fasern, welche in ventraler Richtung der Medianlinie zustreben (Fig. 161: Trig. Schleife).

Kaudal von der Bindearm-Kreuzung überschreiten sie die Raphe, teils ein wenig dorsal von der medialen Schleife, teils durch die mediale Schleife selbst hindurch tretend. Auf der andern Seite legen sie sich gänzlich in das Areal der medialen Schleife, teilweise darüber.

Obschon bis jetzt isolierte Läsionen der Trigeminusschleife klinisch kaum studiert wurden, spricht dieser Anschluß an die Schleifenfasern der Hinterstrangkerne dafür, daß auch die Trigeminus-Schleife ähnlichen stereognostischen Diskriminationen dient, namentlich auch Gelenk- und Muskelempfindungen. [1]) Nachdem sie einige Fasern in das Corpus mammil-

[1]) Dabei ist nicht nur an die Muskeln des Trigeminus, sondern auch an diejenigen des Facialis zu denken (vergl. Fußnote 2, S. 344).

lare abgegeben hat, strahlt sie in den kaudalen Teil des Zwischenhirns, teilweise in dem ventralen Thalamuskern, größtenteils aber via Lamina medullaris interna in das Centre median (Nucleus medialis b, von v. Monakow) aus, während schließlich frontaler noch Fasern enden in dem Grau des dritten Ventrikels und in den mittleren Partien des ventralen Thalamuskernes bis zu dem Nucleus anterior (Wallenberg).

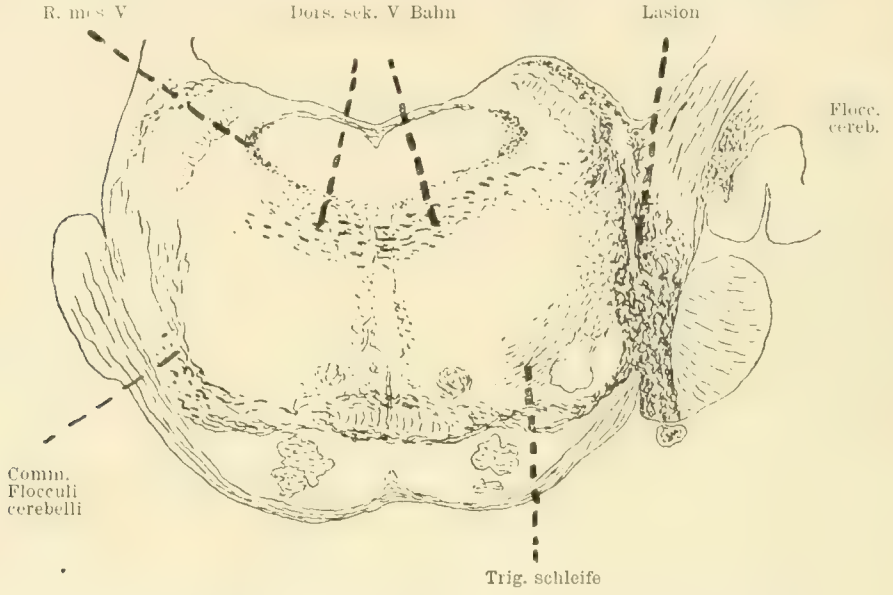


Fig. 161. Sekundäre Degenerationen nach Läsion des frontalen sensiblen Trigeminuskernes beim Kaninchen; n. Wallenberg.
(Auch die Flocculus-Kommissur der Kleinhirns ist auf der, der Läsion entgegengesetzten Seite degeneriert, weil der Stich durch den Flocculusstiel ging).

Diese Trigeminusschleife entsteht nur aus dem frontalen sensiblen Trigeminuskern (Hösel, Wallenberg, Lewandowsky, v. Monakow).

Die *Reflexfasern des spinalen* Trigeminuskernes enden in dem umgebenden Grau der Vorderhörner und scheinen nur gekreuzt zu sein (Wallenberg).

Aus dem *spinalen Grau* des V descendens entstehen auch aufsteigende Fasern. Diese schließen sich nach Kreuzung jedoch nicht der medialen Schleife und weiter frontalwärts auch nicht der Trigeminusschleife an, sondern begleiten die Edingerschen, spino-mesenzephalen Fasern, in ähnlicher Weise also, wie bei niederen Tieren.

Hieraus geht hervor, daß der frontale sensible V. Kern in seinen Verbindungen mehr den Burdachschen und Gollschen Kernen des Rückenmarks homolog ist, während der kaudale Unsprungskern der anterolateral aufsteigenden V. Fasern dem Körper der Rückenmarkshinterhörner zu homologisieren ist, woraus auch die spino-mesenzephalen Edingerschen Fasern der primitiven, vitalen Sensibilität, entstehen (siehe Kapitel I).

Diese aus anatomischen Wahrnehmungen gezogenen Schlüsse werden durch die von BROUWER u. anderen nachgewiesene Tatsache bestätigt, daß bei Läsionen des kaudalen sensiblen Trigeminuskernes Schmerz- und Temperatursinn gestört sind, während der allgemeine Tastsinn nur eine ganz geringe Beeinträchtigung erfährt.

Mit Hinsicht hierauf ist es auch von besonderem Interesse, daß der korneale Trigeminusreflex, ein exquisit vitaler, nozirezeptiver Reflex, ermittelt wird durch die absteigende Trigeminuswurzel, wie durch WALLENBERG in Fällen von lokalisierten Herden in dieser Wurzel nachgewiesen wurde.

Alles weist also darauf hin, daß die sensible Wurzel dieses Branchialnerven sich ähnlich den rein somatosensiblen Rückenmarksnerven ausgebildet hat, und daß darin eine ähnliche Funktionstellung vorkommt wie dort.

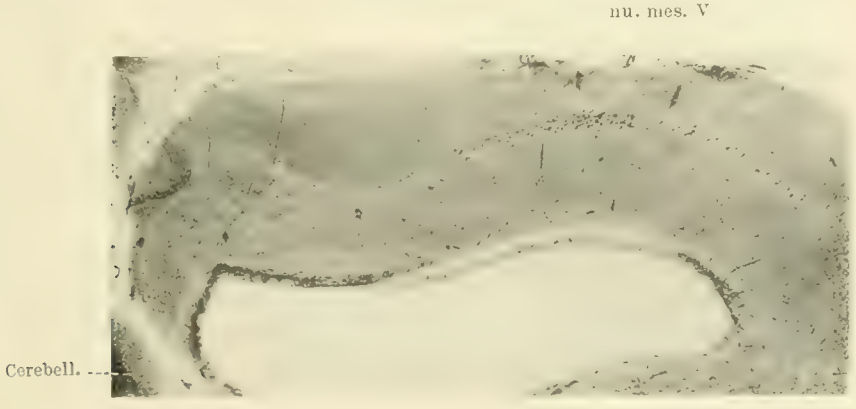


Fig. 162. Mesenzephaler Trigeminuskern von Onychogale frenata (Sagittalschnitt); n. v. VALKENBURG.

Der Kern der *sensiblen mesenzephalen Wurzel* des V. dehnt sich bei vielen Säugern durch die ganze Länge des Tectum opticum bis zu der Ebene der Commissura posterior aus, wie bei: Echidna, Onychogale. (Fig. 162), Vesperugo, Tamandua, Phoca u. a. Auch beim Menschen reichen die Zellen noch ziemlich weit frontal (VAN VALKENBURG).

Die stärkste Anhäufung findet sich aber fast ausnahmlos auf der Ebene des Oculomotoriuskernes, dorsal oder dorso-lateral davon.

Bei Echidna und bei den Marsupialiern kommt es auf dieser Höhe zu der Bildung eines ausgesprochenen dorsalen Mediankernes. Bei den meisten andern Tieren liegen die Zellen mehr dorso-lateral oder lateral vom Aquaedukt, und sind sie mit ebenfalls sehr großen, aber mehr polygonalen Zellen gemischt, welche vielleicht Ursprungselemente der Commissura posterior sind oder absteigende tektale Bahnen (KOHNSTAMM's Nucl. intra-trigeminalis) aussenden.

Bei manchen Tieren (Cavia, Mus rattus u. a.) begleiten die großen bläschenförmigen Zellen des R. mesencephalicus die Wurzel auf einer erheblichen Strecke nach hinten. So wird bei Cavia und beim Schwein

(Hulles) die Trochleariswurzel noch von solchen Zellen umgeben, und beim Maulwurf, Kaninchen und der Ratte erreicht eine große Zahl derselben sogar die Ebene des motorischen V. Kernes (Fig. 163).

Diese Verlagerung der Ganglienzellen in der Richtung des Wurzel — austrittes entspricht der Tatsache, daß es sich um Zellen handelt, die ihre Reize von der Peripherie erhalten, also um sensible Ganglienzellen, welche bei dieser (neurobiotaktischen) Verlagerung ihre Reizquelle aufsuchen und sich zur Peripherie verschieben. Ob sie dabei so weit kommen, daß sie zu

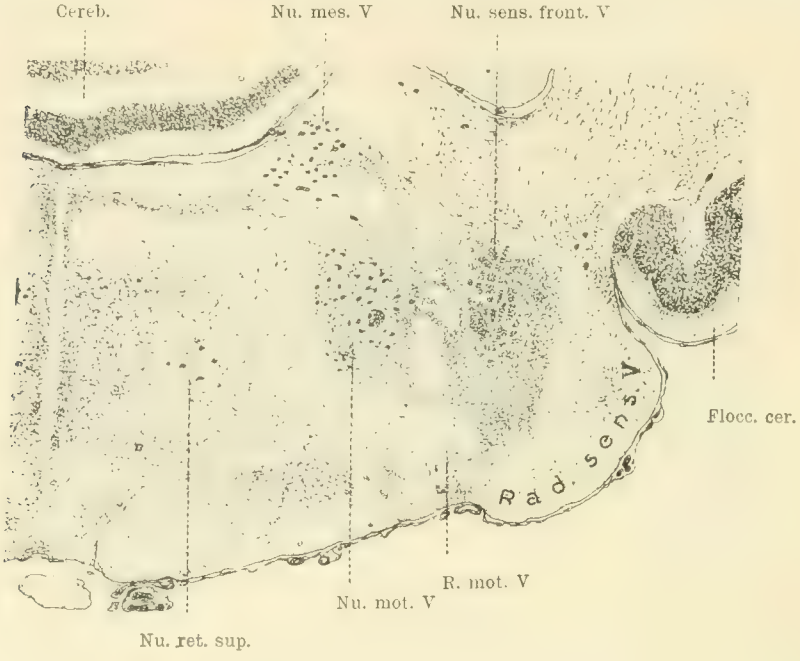


Fig. 163. Der mesenzephale, der frontale sensible und der motorische Trigeminuskern beim Kaninchen.

wirklichen extrazerebralen Zellen werden (wie bei den spinalen Riesengang-lienzellen der Teleostier der Fall ist: Fig. 70), läßt sich nicht sicher sagen

Dafür spricht vielleicht der zuerst von May und Horsley gemachte, von Allen bestätigte Befund, daß nicht alle Fasern der R. mesencephalica den Mittelhirnzellen entstammen, sondern ein Teil davon im Ganglion semilunare (Gasseri) seinen Ursprung nimmt, dessen Zellen sonst (wie bei den Spinal-ganglien) sicher als Neuralleiste angelegt werden.

Die mesenzephale Wurzel selber ist bei vielen Säugern auch auf degenerative Weise verfolgt worden (v. Londen, Van Valkenburg, May und Horsley, Kosaka, Allen). Diese Untersuchungen führten auch zu dem Schluß, daß, wie bereits Johnston angegeben hatte, es sich hier nur um eine sensible Wurzel handelt. Nach Kosaka's Erfahrung stehen ihre Wurzel-fasern hauptsächlich, nach May und Horsley und Allen ausschließlich mit dem dritten Ast des Nerven in Verbindung.

Ihre Fasern ziehen dorsolateral an dem motorischen V. Kern vorüber, an welchen sie ihre Achsenzylinder abgeben (CAJAL, WILLEMS [1]) wovon ein Teil weiter kaudalwärts bis auf das Niveau des VII. und IX. zu verfolgen ist (PROBST), wie bei manchen niederen Tieren.

Es ist gewiß sonderbar, daß (mit Ausnahme von v. VALKENBURG) kein Autor Fasern der mesenzephalen Trigeminuswurzel in dem Ramus ophthalmicus nachgewiesen hat, welcher doch auch ursprünglich dem dem Mesenzephalon angehörigen Neuromer entspricht (S. 323: Kleindruck). Dies wird von KOSAKA dem Umstande zugeschrieben, daß die Entfernung zwischen dem Austritt des R. ophthalmicus und des R. mesencephalicus größer ist als zwischen dem Austritt des R. maxilo-maxillaris [2]) und des R. mesencephalicus.

Diese Erklärung ist also eine rein mechanische.

Es ist zwar nicht zu leugnen, daß die Nerven bei ihrem Wachstum manchmal die Neigung haben, sich den in der Nähe liegenden Bahnen anzuschließen, ihr Endpunkt wird dadurch aber nie bestimmt, und die mesenzephale Wurzel *verläuft* nicht nur mit jenem Ast, sondern verteilt sich auch peripher in dessen Gebiet, sodaß wir eher eine funktionelle Verwandschaft annehmen müssen.

Was nun die Bedeutung jener Fasern anbelangt, dürfte diese an erster Stelle in einer sensiblen, reflektorischen Funktion für den Kaukern bestehen, an welchen sie ihre zentripetalen Ausläufer abgibt.

Daß die Durchschneidung jener Fasern (welche von MAY und HORSLEY unternommen wurde) keine wahrnehmbare funktionelle Störung nach sich zieht, muß m. E. dadurch erklärt werden, daß auch andere Fasern des Trigeminus mit der Muskelsensibilität in Verbindung stehen (EDGEWORTH [3]). Die Meinung von HORSLEY, daß nicht alle Fasern dieser Wurzel ihren peripheren Endpunkt erreichen, sondern ein kleiner Teil in dem Ganglion Gasseri stecken bleibt, ist nach ALLEN, der diesen Punkt eingehend untersuchte, nicht richtig.

Daß die sensible mesenzephale Wurzel sich wesentlich der motorischen Wurzel beimischt, dafür sprechen auch die vortrefflichen Untersuchungen von WILLEMS, der nachwies, daß die Zahl der Fasern (4800) in der Portio minor V beim Kaninchen etwa ebenso viel beträgt als die Zahl der mesenzephalischen (1600) und motorischen Zellen (2900) zusammen (4500).

Das numerische Verhalten der mesenzephalischen zu den mo-

[1]) Dieser Autor hat nachgewiesen, daß dort die Axonhügel liegen.

[2]) Nach KOSAKA soll außer der N. mandibularis, der N. maxillaris Fasern hiervon führen. Diese sollen *Haut*fasern sein. Jene Auffassung ist indessen in Streit mit den Resultaten MAYS, HORSLEYS und ALLENS.

[3]) KOSAKA glaubt denn auch, daß „der Nucleus mesencephalicus nervi V als Rest einer phylogenetischen Urform nur eine rudimentäre Bedeutung hat".

torischen Fasern (35%) entspricht dem Verhalten von sensiblen zu motorischen Fasern, wie dies von SHERRINGTON in den Muskeln bei der Katze als untere Grenze gefunden wurde. Aus diesen Daten schließt WILLEMS, und DONALDSON, der vorzügliche Statistikus des Nervensystems, bestätigt es, daß es sich hierbei um sensible Fasern handelt und zwar, daß der R. mesencephalicus Muskelsensibilität führt, obgleich nicht ausschließlich, weil nicht alle mesenzephalische Zellen nach Muskelextirpation zu Grunde gehen und auch einzelne Fasern davon nach KOSAKA in rein sensiblen Ästen des zweiten Trigeminusastes verfolgt [1]) sind.

WILLEMS verdanken wir auch den Nachweis, daß die Abgangsstelle der Fasern aus den Zellen des Nucleus mesencephalicus nie einen *Axonhügel* aufweist, welche wir nur dort finden, wo die Kollateralen (Achsenzylinder) zu dem Kaukern abgehen.

Die Tatsache, daß diese Wurzel jedenfalls hauptsächlich der Muskelsensibilität dient, erklärt besser den überwiegenden Verlauf dieser Fasern in dem dritten Trigeminusast als die mechanische Theorie KOSAKAS.

Nach ALLEN ist es namentlich der M. Masseter [2]) dessen Muskelsensibilität hierdurch (teilweise) innerviert wird.

Dies würde auch erklären, weshalb die mesenzephale Wurzel so auffallend groß ist bei den Schlangen (Verg. Fig. 153), deren Unterkiefermuskulatur so mächtig ist.

Schließlich ist es in Übereinstimmung mit dem, was wir von den (transitorischen oder bleibenden) intramedullären Ganglienzellen wissen, welche (außer einer Verästelung in der Haut) auch eine solche in den Muskeln aufweisen (Fig. 72).

HERRICK erachtet es als möglich, daß die mesenzephalen V. Fasern nur *eine* Art Muskelsensibilität führen (z. B. Muskelspindel innervieren), während andere sensible V. Fasern vielleicht andere Empfindungen des Muskels leiten.

Der *motorische Kern* des *Trigeminus* variiert je nach der Entwicklung der Kaumuskulatur, welche (mit dem Tensor tympani) von ihr innerviert wird. So ist er bei dem zahnlosen Ameisenigel (Echidna), der nicht oder kaum kaut, sehr klein, bei den Karnivoren am größten.

Bei Echidna hat der Kern noch eine mehr dorsale Lage.

Bei allen andern Säugern, welche ich untersuchte, liegt er etwa in der Mitte der Oblongata in der Nähe seines Reflexzentrums d. i.: in der Nähe des frontalen sensiblen Hauptkernes, der einen großen Abschnitt der maxillo-mandibulären Fasern oder deren Kollateralen und Axonen der Radix mesencephalica aufnimmt. — (Siehe Fig. 163 und Kap. V).

[1]) Nach VAN VALKENBURG beim Menschen auch in dem 1 Ast.

[2]) Die Facialismuskulatur erhält ihre sensiblen Fasern wahrscheinlich aus dem R. maxillo-mandibularis und R. ophthalmicus selber (Siehe Fußnote S. 339).

Ueberblick über die Entwicklung der Branchialnerven und deren zentrale Verbindungen.

Wir haben in den vorigen Seiten gesehen, daß die Oblongata sich wesentlich dadurch unterscheidet vom Rückenmark, daß die Hinterwurzeln hier stark überwiegen über die Vorderwurzeln, wodurch (vergleiche den Sinus lumbalis der Vögel)[1]) die Flügelplatten nicht verlöten, sondern sogar weit auseinander weichen unter Bildung des Ventriculus rhomboïdalis (oder quartus).

Die Ursache dieser Hypertrophie der Hinterwurzeln ist die Ausbildung des Kiemenbogen-Apparates und spezieller Sinnesorgane.

Die Nerven jener Sinnesorgane (N. VIII und N.N. laterales) sollen in dem folgenden Kapitel behandelt werden.

Diejenigen des Kiemenbogenapparates, die *Branchialnerven*, sind zu betrachten als besondere Ausbildungen der ursprünglichen Form von Hinterwurzeln — wie sie bei Amphioxus allgemein ist — welche neben somato-sensiblen und viszero-sensiblen Fasern auch viszero-motorische Fasern führen und sich nicht mit ventralen motorischen Wurzeln verbinden.

Bereits bei Amphioxus aber besteht eine Differenzierung in den frontalsten Hinterwurzeln in dem Sinne, daß die vorderste dorsale Wurzel (Nerv. II Aut.) infolge Atrophien in dem proximalen Körperende nur somato-sensible Fasern führt. Es ist wahrscheinlich, daß dieser Nerv dem R. ophthalmicus Trigemini der Kranioten entspricht, auch weil er vor dem zweitem Kopfmyotom austritt.

Der hinter dem zweiten Myotom austretende zweite Dorsalnerv (Nerv. III Aut.) entspricht dann dem R. maxillo-mandibularis. Dieser Nerv führt bei Amphioxus auch viszero-sensible Fasern und unterscheidet sich nur dadurch von den kaudal von ihm austretenden Hinterwurzeln der bukkalen und peribranchialen Region, daß die letztere neben somato-sensiblen und viszero-sensiblen Fasern auch viszero-motorische Elemente enthält.

Letztere sind die Vorstufen des *Facialis*, *Glossopharyngeus* und *Vagus* (*Branchialnerven s.stz.*) auch weil ihre viszero-motorischen Fasern bei der Atmung die M. M. transversi des Peribranchialraumes innervieren.

Alle diese Nerven weisen jedoch eine so große Übereinstimmung mit den Hinterwurzeln des postbranchialen Rückenmarkes auf, daß sie am besten als *Branchiospinalnerven* zu bezeichnen wären.

Ihre Anzahl ist viel größer (etwa 36) als die der eigentlichen Branchialwurzeln der niedrigsten Kranioten (13). Dies kann uns jedoch nicht wundern, weil auch innerhalb der Kranioten eine weiterschreitende Reduktion der hinteren Branchialnerven oder wenigstens der Kiemenbogen, denen sie zugehören, stattfindet: so hat Petromyzon bloß 8, Heptanchus 7, Hexanchus 6, die übrigen Haie bloß 5 Kiemenbogen.

[1]) Wobei aber das Auseinanderweichen erst nach der Verlotung (also sekundär) stattfindet.

Während also die hintern branchialen Nerven reduzieren, geht die Ausbildung der vordern branchialen Nerven von Amphioxus (mit Ausnahme der zwei primitiven Trigeminus-wurzeln; s. o.) zu den Branchialnerven Sensu str. der Kranioten gepaart mit einer Hypertrophie ihrer viszerosensiblen und vizsero-motorischen Fasern, infolge der Ausbreitung der Kiemenschleimhaut und Ausbildung von wirklichen Kiemenmuskeln.

Andere sekundäre Abweichungen von dem ursprünglichen Hinterwurzelapparat, welche der *Vagus, Glossopharyngeus* und *Facialis*, aufweisen, sind: 1°, der Zusatz von Elementen aus den *Kiemenspaltorganen Frorieps* (*Epibranchialplakoden* Kupffer's) zu ihren Ganglien, 2° die Entwicklung von Geschmacksbechern in ihrem peripheren Areal (welche bei Amphioxus noch fehlen) und 3° die fortschreitende Atrophie ihrer Hautfasern.

Dem letzten Punkt steht gegenüber, daß somato-sensible Elemente der Oblongata spezialisiert werden für besondere Funktionen, diejenigen des Labyrinths und des Lateralissystems (siehe: Kap. IV).

Durch die starke Entwicklung dieser sensiblen Systeme, namentlich auf dem Niveau des Facialis, Octavus und N.N. laterales wird infolgedessen die Flügelplatte der Oblongata gerade dort weit auseinander gezogen und der Calamus scriptorius, der bei Amphioxus schon hinter dem dritten Dorsalnerv (N. IV Aut.) liegt, weiter nach hinten verlegt.

Reine Hautäste des Facialis und Glossopharyngeus sind nur noch bei Zyklostomen, einigen Selachiern und Amphibien vorhanden. Bei den andern Tieren wird ihr sensibles Kopfareal vom Trigeminus ersetzt. Der sensible Hautast des Vagus bleibt bis zum Menschen (wo auch noch einige IX. Hautäste vorkommen) als Ramus auricularis vagi bestehen.

Die Hautäste des Vagus, Glossopharyngeus und Facialis schließen sich in der Oblongata der deszendierenden Trigeminuswurzel an, mit deren Fasern schließlich alle Hautäste kaudalwärts laufen, eine Anordnung aus peripher-funktionellen Gründen, die von dem Standpunkt der Neurobiotaxis leicht verständlich ist.

Die sensiblen Schleimhautfasern und die Geschmacksfasern bleiben zentral zunächst beisammen und enden medial von dem somato-sensiblen Areal in dem viszero-sensiblen Gebiet der Flügelplatte. Zunächt enden die sensiblen IX. und X. Fasern ziemlich direkt, d. h. nahe dem Niveau ihres Eintritts. Nach diesem Zentrum steigt die sensible VII. Wurzel von vorne her kaudalwärts ab.

Dieser Zustand ist überwiegend bei allen Fischen.

Die Ausbildung absteigender Wurzelfasern des Glossopharyngeus und Vagus wird erst bedeutend bei Amphibien, tritt dann sehr in den Vordergrund bei den Reptilien und wird bei Säugern und namentlich bei Vögeln sehr auffallend.

Diese spezielle Sonderung absteigender viszeraler Fasern hat nicht an erster Stelle mit der Geschmacksfunktion zu tun, weil bei Tieren mit

Hypertrophie des Geschmacks gerade die örtlichen Oblongatakerne des (Facialis) Glossopharyngeus und Vagus hypertrophieren, und auch weil die absteigenden Solitariusfasern am auffallendsten bei den Vögeln sind, deren Geschmack stark atrophisch ist.

Die Ausbildung der absteigenden Bahn des Fasciculus solitarius hängt wahrscheinlich mit allgemeinen Schleimhautempfindungen der obern Eingeweide zusammen, auch mit denjenigen, welche von den Atemwegen herrühren.

Dies wird dadurch bewiesen, daß die Bildung eines richtigen Fasc. solitarius Glossopharyngei et Vagi erst bei denjenigen Tieren auftritt, bei denen die Kiemenatmung durch die Lungenatmung ersetzt wird und bei denen ein Zentrum der Lungenatmung im 4. Zervikalsegment (N. phrenicus: Diaphragma) und im Thorakalmark vorkommt.

Im Hinblick hierauf ist es wichtig, daß nachgewiesen wurde, daß tatsächlich sensible Fasern der Luftwege (X) in den F. solitarius absteigen, und daß dieses Absteigen bei einigen Tieren bis ins 3. Zervikalsegment verfolgt worden ist, während sekundäre absteigende Neuronen von der Umgebung des Fasciculus solitarius ins vierte Zervikalsegment und weiter absteigen.

Die Geschmacksfasern bleiben auch bei höhern Wirbeltiern (Mammaliern) wahrscheinlich in den bulbären Kernen lokalisiert - und zwar dürfte von dem dorsalen und dem medialen (oder Staderinischen) Oblongatakern dem letzteren, als Zentrum des Geschmacks, die größte Bedeutung zukommen. Es ist nämlich auffallend, daß dieser Staderni sche Kern erst bei denjenigen Tieren zu völliger Ausbildung gelangt, bei denen die Zunge das exquisite Explorationsorgan des Geschmacks wird, den Säugern. Er fehlt bei Tieren ohne muskulöse Zunge (Fischen) und ist bei Säugern mit vielen Geschmacksknospen auf der Zunge (Rodentier und Edentaten) viel größer als bei denjenigen, bei denen der Geschmack der Zunge atrophisch ist (Zetazeen).

In dieser Hinsicht ist auch seine Topographie zwischen dem motorischen Zungenkern und motorischen Magenkern wichtig.

Schließlich sei noch bemerkt, daß von den zentralen Projektionen der viszeralen Sensibilität, außer einer nicht sehr bedeutenden Projektion auf den ventralen Neothalamuskern, wenig bekannt ist, was wohl beweist, daß diese nicht im Vordergrunde stehen, wie auch bei dem überwiegend viszeralen Charakter ihrer Reize zu erwarten ist.

Was die motorischen Kerne dieser Nerven betrifft, siehe Kapitel V.

Die *sensible Trigeminuswurzel* entsteht wahrscheinlich durch Vereinigung der beiden vordersten Dorsalnerven von Amphioxus (dem II. und III. Septalnerven der Autoren), von denen der vorderste vor dem zweiten Myotom, der hintere hinter dem zweiten Myotom austritt, was auch für den R. opthalmicus und den R. maxillo-mandibularis gilt. Auch bei Embryonen weist sie zwei Wurzeln auf: den R. ophthalmicus, welcher der frontalste ist und mit den II Septal (vordersten Dorsal-) Nerven von

Amphioxus korrespondieren dürfte und des N. maxillo-mandibularis, welcher dem III. Septal- (2. Dorsal-) Nerven von Amphioxus entsprechen kann.

Im Gegensatz zu den übrigen Branchialnerven weisen diese Nerven bei den Kranioten eine Atrophie ihrer viszero-sensiblen Elemente und eine Hypertrophie ihrer somato-sensiblen Elemente auf.

Zum hintersten Abschnitt, dem N. maxillo-mandibularis, gehören bei den Kranioten auch Fasern, welche dem Ganglion mesencephalicum N. quinti entstammen und welche meistens gänzlich dem Ramus mandibularis einverleibt werden (womit sie zu den Kaumuskeln ziehen, deren Sensibilität sie innervieren), vielleicht bisweilen auch einige Hautfasern an den R. maxillaris und R. ophthalmicus abgeben.

Es gibt keine genügenden Argumente, weder phylogenetische noch pathologische, welche beweisen, daß der Trigeminus Geschmacksbecher innerviert.

Die Geschmacksbecher, welche in seinem Areale vorkommen, werden vom sensiblen Facialis innerviert.

Obschon ein großer Teil des Trigeminus die Mundhöhle innerviert, müssen diese Äste doch als somato -, nicht als viszero-sensible Fasern gedeutet werden, weil ihr Verbreitungsareal vor der primitiven Mundhöhle liegt, in dem Gebiet vor der Buccopharyngealmembran (etwa dem Gaumenbogen entsprechend), welches ektodermaler Herkunft ist.

Weil aber das Areal der sekundären Mundhöhle, namentlich bei der Entwicklung der Backenmuskulatur, mehr und mehr ein „inneres", gewissermaßen „sekundär viszerales" Areal wird und sich direkt dem Areal der viszeralen Sensibilität anschließt, nehmen die Mundfasern dieses Nerven auch mehr und mehr einen „sekundär" viszeralen Charakter an.

Der Einfluß dieser phylogenetischen Veränderung in der Peripherie macht sich auch geltend in dem zentralen Verlauf ihrer Fasern.

Zentral zeigen die verschiedenen Äste des Trigeminus ein ganz bestimmtes Verhalten in dem Ramus descendens trigemini.

Die Anordnung in dem letzteren entspricht der peripheren Funktion in dem Sinne, daß diejenigen Trigeminusfasern, deren peripheres Areal sich dem Areal des Facialis und Glossopharyngeus anschließt, in der Oblongata nahe den zentralen Fasern des Facialis und Glossopharyngeus (Fasciculus solitarius), also dorsaler, verlaufen als die Fasern des R. ophthalmicus, welche in dem Bulbus die ventralsten Bestandteile des Radix descendens N. V bilden.

Namentlich bei den Tieren, welche ihre Nahrung kauen, also bei den Säugern, wird der Anschluß der mandibulären Fasern, insbesondere der Lingualisfasern des Trigeminus an den Fasciculus solitarius sehr eng, weil ihre funktionelle Verwandtschaft mit den allgemein sensiblen viszeralen Systemen der Rachenhöhle größer wird.

Außer in der dorso-ventralen Anordnung zeigen die Bestandteile der Radix descendens N. V einen Unterschied in der Länge ihrer Ausdehnung, indem der Ramus maxillo-mandibularis entsprechend demselben funktio-

nellen Gesetz sich eher, schon teilweise in der Oblongata auflöst, und der Ramus ophthalmicus sich weiter nach hinten fortsetzt, dadurch mehr mit der zervikalen als mit der bulbären (Glossopharyngeus und Vagus) Taktilität in Verbindung tretend, weil doch die äußere Kopftaktilität korreliert ist mit dem Taktilitätsareal der oberen Zervikalnerven und nicht mit dem jenigen des Rachens.

Man darf denn auch annehmen, daß die Reflexe der Kopfhaut teilweise, ja größtenteils im oberen Zervikalmark verwertet werden, bei den Fröschen sogar im Lumbalmark, ein Unterschied, der wahrscheinlich in der besondern Bedeutung dieser Abschnitte des Markes für die Flucht- und andern Bewegungen des Tieres hat (Brustflossenregion bei Fischen, hintere Extremitätenregion beim Frosch, Halsbewegungen beim Menschen).

Der größte Unterschied, den die Trigeminuswurzel phylogenetisch aufweist, liegt in der Ausbildung ihrer sekundären frontalen Projektion.

Bei den Tieren unterhalb der Reptilien, ist (abgesehen von dem Grau, welches die V. Wurzel begleitet) nur von einem *kaudalen sensiblen Kern* die Rede und zwar am obern Zervikamark (*spinaler sensibler V. Kern*), von dem keine eigentliche schleifenähnliche Projektion auf das Vorderhirn ausgeht, wohl aber, neben kurzen reflektorischen Fasern, eine gekreuzte antero-laterale Bahn entsteht, welche mit den Edinger*schen Fasern* der *primitiven (vitalen)* Empfindungen nach vorne zieht

Diese Bahn endet im Mittelhirn, es sei im Tectum opticum, in den Kernen des Tegmentum oder sogar teilweise in dem Ganglion Isthmi (Corp. genic. mediale), sodaß wir dort ein wichtiges Korrelationszentrum jener Empfindungen mit der Optik und Statik haben.

Hierdurch zeigt sich, daß der *spinale* Trigeminuskern am meisten den vitalen Endstellen der Rückenmarksnerven ähnlich ist, welche in dem Hinterhorne selber liegen, eine Übereinstimmung, die namentlich auch durch die Tatsache bestätigt wird, daß sich sowohl auf dem spinalen V. Kern als auf dem Rückenmarkshinterhorn im Laufe der Phylogenese die *Substantia gelatinosa Rolando* entwickelt, ein sensibles Areal, welches namentlich lokalen Reflexen zu dienen scheint, möglicherweise mit den Tasthaaren u. d. zu tun hat.

Erst bei den Reptilien (wo auch zuerst die mediale Schleife aus den Hinterstrangkernen des Rückenmarkes entsteht) ist das *frontale* Ende der grauen Substanz, welches den V. desc. begleitet, zu einem wirklichen *frontalen sensiblen V. Kern*) oder *Nucleus princeps sensibilis V*) angeschwollen.

Obschon wir die dort daraus sicher hervorgehende frontale Faserung noch nicht genügend in ihrem Verlauf verfolgen können, spricht die Entwicklung der thalamischen Kerne bei den Reptilien zugunsten der Anwesenheit einer wirklichen (gnostischen oder epikritischen) Trigeminusschleife.

Dies ist deshalb sehr wichtig, weil vieles dafür spricht, daß die Trigeminusschleife der Projektion einer höhern *(stereognostischen) Sensibilität* entspricht und gerade auch bei den Reptilien zuerst in der Peripherie des V. kompli-

zierte Tastkörperchen (auch VATER—PACINIsche Körperchen) vorkommen.

Bei den Vögeln und den Säugern kennen wir die Projektionsbahnen genauer. Bei den erstgenannten entstehen (außer den dorsalen reflektorischen Fasern zu dem umgebenden Tegmentum) zwei Projektionsbahnen aus dem frontalen sensiblen Kern: eine zum Thalamus: die gekreuzte *Trigeminusschleife* und eine zu der Basis des Vorderhirns: *Tr. quinto-frontalis.*

Bei den Säugern ist außer den reflektorischen Fasern zum umgebenden Tegmentum, namentlich die gekreuzte thalamische Verbindung: die Trigeminusschleife vorhanden, welche, wie die V. Schleife der Vögel, der medialen Schleife aus den Hinterstrangkernen zur Seite zu stellen ist und als eine Projektionsbahn der höhern Sensibilität (des stereognostischen Sinnes) betrachtet werden muß [1]).

Bei Vögeln und Säugern sind denn auch die entsprechenden thalamischen Kerne mächtig entwickelt und geben sie eine bedeutende Faserung zum Vorderhirn ab.

Wir finden also, wenn wir die sekundären Verbindungen dieses Branchialnerven mit denjenigen des VII., IX. und X. vergleichen, daß bei dem Trigeminus die thalamische und die daran anschließende Vorderhirnprojektion viel mehr ausgeprägt wird, während diese bei den VII., IX. und X. Zentren im Hintergrunde bleibt.

Auch dadurch tritt die somatische Natur des Trigeminus und ihre Übereinstimmung mit den somatischen Rückenmarkswurzeln deutlich zu Tage, daß man in seinen primären Endigungen, sowie in dessen Verbindungen dem niedern (spinalen) vitalen Zentrum (Nucl. cerv. V) ein phylogenetisch jüngeres frontales Zentrum (Nucl. frontalis principalis V) entgegenstellen kann, aus dem die höhere sekundäre Gefühlsbahn des Trigeminus, die Trigeminusschleife, hervorgeht.

Bezüglich des *mesenzephalen Trigeminuskernes* ist zu betonen, daß er als ein Analogon der ROHON—BEARDschen (intramedullären oder supramedullären) Ganglienzellen des Rückenmarkes betrachtet werden muß. Der Verlauf seiner peripheren Ausläufer in der mandibulären Wurzel (dritter Ast) macht es wahrscheinlich, daß sie die Muskelsensibilität des motorischen Trigeminus leiten. Bekanntlich führen die BEARDschen Zellen (neben Hautfasern) auch Muskelsensibilität. Diese Auffassung wird durch dem Umstand bestätigt, daß die Wurzel namentlich bei den Schlangen mit ihrer großen Unterkiefermuskulatur stark vergrößert ist und ihre Ausläufer Axonen an den motorischen V. Kern, bei einigen Tieren sogar auch an den motorischen VII. Kern, abgibt.

Das Vorkommen dieser Zellen ist bei den Zyklostomen noch nicht bewiesen. Möglicherweise ist der Kern dort, in Verbindung mit der ganz

[1]) Der quinto-frontalen Bahn homologe Fasern sind auch beim Kaninchen nachgewiesen worden; sie reichen aber nur bis zum Ganglion entopedunculare.

andern Organisation der motilen Funktion des mandibulären Astes, dem sich ihre periphere Fasern beimischen, nicht vorhanden. Weil der Kern selten oder keine Fasern in den R. ophthalmicus schickt, ist die Lage ihrer Usprungszellen im Mittelhirnsegment sehr merkwürdig und möglicherweise ein Rest aus einer Zeit, da auch der Ophthalmicus noch aus solch einem Kern Fasern erhielt.

Bei den Selachiern liegen seine Zellen durch das ganze Tectum opticum nahe der Mittellinie. Bei den Teleostiern sind sie unter dem Vorderrande des Tektums, mehr lateral angehäuft. Bei den Amphibien findet man sie hauptsächlich in der hintern Hälfte des Tektums, nahe der Mittellinie und dasselbe gilt für die Schlangen, Saurier und für Chelonier, bei denen die Zellen zwar über die ganze Länge des Tektums gefunden werden, aber sich hauptsächlich im hintern Abschnitt desselben häufen, während die Mehrheit derselben bei den Hydrosauriern in dem vorderen Abschitt des Daches liegt.

Bei den Vögeln findet man sie hauptsächlich nahe und in dem Velum anticum cerebelli und seitlich davon, und bei manchen Säugern erhalten sie eine noch mehr kaudale Lage, sodaß sie (namentlich bei den Rodentiern) bereits auf dem Niveau des motorischen V. Kernes, also in der Oblongata selber, vorhanden sind.

Bei den Säugern soll die Wurzeln auch Fasern enthalten, deren Zellen in dem Ganglion Gasseri selber liegen.

Diese kaudale Verlagerung ist als eine neurobiotaktische Erscheinung aufzufassen, eine Verlagerung in der Richtung ihrer Wurzelreize.

Dafür spricht auch die Tatsache, daß diese kaudale Lage bei den Säugern (welche ihre Nahrung kauen) am meisten ausgeprägt ist.

Besondere zentrale Projektionen des mesenzephalen Trigeminuskernes sind bis jetzt nicht bekannt, was mit der hervorragend reflektorischen Verwertung der ihm zugeführten sensiblen Reize übereinstimmt, welche, wie gesagt, wesentlich in dem motorischen Kaukern, teilweise auch in mehr kaudalen Ebenen in dem Facialiskern ihren Abfluß finden.

Uebrigens ist zu betonen, daß die mesenzephale Trigeminuswurzel nicht der einzige Teil des Trigeminus ist, der Muskelsensibilität führt.

Ein nicht geringer Teil der Trigeminus- und Facialismuskulatur schickt seine sensiblen Fasern in die Radix descendens.

LITERATUR ZUM DRITTEN KAPITEL.

Einige Literaturangaben über die Bildung der Oblongata und über den Plexus Chorioideus Ventr. IV [1]).

Blake. The roof and lateral recesses of the fourth ventricle considered morphologically and embryologically. Journ. Comp. Neurol., Vol. X, 1900.

Cannieu. Contribution a l'étude de la voûte du quatrième ventricule chez les mammifères; le trou de Magendie. Jour. de Méd. de Bordeaux, Tome XXVII, 1897.

Engel. Über die Sekretionserscheinungen in den Zellen der Plexus choriodei des Menschen. Arch. f. Zellforschung. Leipzig, Bnd. II, 1909.

Froriep in Edingers Vorlesungen über den Bau der Nervösen Zentralorgane, Teil II, 7. Auflage, Vogel Leipzig, 1908.

His. Die Entwickelung des menschlichen Rautenhirns, vom Ende des ersten bis zum Beginn des dritten Monats. Leipzig, Hirzel, 1890.

His. Die Häute und Höhlen des Körpers. Arch. f. Anatomie u. Physiol., Anat. Abth., 1903.

His. Die Entwickelung des menschlichen Gehirns. Leipzig, Hirzel, 1904.

Hess. Das Foramen Magendii und die Öffnungen an den Recessus laterales des vierten Ventrikels. Morphol. Jahrbuch, Leipzig, Bnd. X, 1885.

Heuser, The development of the cerebral ventricles in the pig. Am. Jour. Anat., Philadelphia, Vol. XV, 1913—14.

Hworostuchin. Zur Frage über den Bau des Plexus chorioideus. Arch. f. mikr. Anat., Bonn, Bnd. 77, 1911.

Key und Retzius. Studien in die Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Teil I, Stockholm, 1875.

v. Kupffer. Die Morphogenie des Zentralnervensystems. In Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre. Bnd. II Teil III Jena 1906.

Luschka. Die Adergeschlechte des menschlichen Gehirnes. Berlin, G. Reimer, 1855.

Magendie. Recherches sur le liquide céphalo-rachidien. Paris, 1825.

Magendie. Recherches philosophiques et cliniques sur le liquide céphalo-rachidien ou cérébro-spinal. Paris, 1842.

Meek. A study of the choroid plexus. Jour. Comp. Neurol. and Psychol., Vol. XVII, 1907.

Pellizzi. Experimentelle histologische Untersuchungen über die Plexus chorioidei (Adergeflechte). Folia neuro-biologica, Haarlem, Bnd. V, 1911.

Schroeder van der Kolk. Bau und Functionen der Medulla spinalis und oblongata. Aus dem Holländischen übertragen von Dr. Fr. W. Theile. Braunschweig, Vieweg & Sohn, 1859.

Streeter. Development of the nervous system. In Keibel and Mall, Manual Human Embryology, London and Philadelphia, 1912.

Weed. The development of the cerebro-spinal spaces in pig and man. Contributions to embryology. Volume V, No. 14. Carnegie-Institution of Washington, 1917.

Wilder. Notes on the foramina of Magendie in man and the cat. Jour. Nerv. and Ment. Dis., New-York, Vol. XIII, 1886.

Wilder. The metapore (foramen of Magendie) in man and Orang. Med. News, Philadelphia. Vol. LXIII, 1893.

Ziehen. Die Morphogenie des Zentralnervensystems der Säugetiere. In Hertwig's Handbuch der Entwicklungslehre. Bnd. II, Teil III, Fischer, Jena 1906.

[1]) Für sonstige Literatur, den Plexus chorioideus im allgemeinen betreffend, verweise ich nach Kapitel I.

Verbreitung der Geschmacksknospen und Papillen [1]).

Zyklostomen.

JOHNSTON. The brain of Petromyzon. Journal of Comparative Neurology; Vol. 12, 1902.

JOHNSTON. The cranial nervecomponents of Petromyzon (p. 188). Morphologisches Jahrbuch; Bnd. 34, 1905.

RETZIUS. Ueber Geschmacksknospen bei Petromyzon. Biolog. Unters. N. F; Bnd. 5, 1893.

WIEDERSHEIM. Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Fischer, Jena.

Plagiostomen.

OPPEL. Vergleichende mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Teil III, Mundhöhle u. s. w., Fischer, Jena 1900.

SHELDON. The reactions of the dogfish to chemical Stimuli. Journal of Comp. Neurology; Vol. 19, 1909.

Ganoïden und Teleostier.

ALLIS. On the muscular system and cranial nerves of Amia Calva. Journal of Morphology; Vol. V. 1897.

HERRICK. A contribution upon the cranial Nerves of the Codfish. Journal of Comparative Neurology; Vol. 10, 1900.

HERRICK. On the Phylogeny and morphological position of terminal buds in fishes. Journal of Comp. Neurology; Vol. 13, 1903.

HERRICK. A study of the Vagal lobes and funicular nuclei in the Brain of the Codfish. Journal of Comparative Neurology; Vol. XVII, 1907.

HÖRSCHELMANN. Ein Beitrag zur Anatomie der Zunge der Fische. Dissertation, Dorpat, 1866.

JOHNSTON. The brain of Acipenser, Fischer, Jena, 1901.

LANDACRE. On the place of origin and method of distribution of taste buds in Ameiurus melas. Journal of Comparative Neurology; Vol. 17, 1907.

LEYDIG. Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin, 1853.

LEYDIG. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, 1857.

OPPEL. Vergleichende mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Teil III, Mundhöhle u. s. w., Jena, 1900.

Amphibien.

FIXSEN. De linguae raninae textura, Dorpat, 1857.

HARTMANN. Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Papillae fungiformes der Froschzunge. Archiv. für Anatomie, 1863.

JOHNSTON. The limit between the ectoderm and entoderm in the mouth and the origin of taste buds. I Amphibia American Journal of Anatomy; Vol. X, 1910.

LEYDIG. Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien (enthält auch Mitteilungen über Amphibien), Berlin, 1853.

[1]) Für die Literatur über die Papillen verweise ich namentlich auf OPPEL's Buch. Für die Literatur über die motorischen Kerne der Branchialnerven verweise ich auf Kapitel V.

Oppel. Vergleichende mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Teil III, Mundhöhle u. s. w., Fischer, Jena, 1900.

Retzius. Zur Kenntnis der Nervenendigungen in den Papillen der Zunge der Amphibien. Biol. Unters. N. F., Bnd. 12, 1905.

Reptilien.

Bath. Die Geschmacksorgane der Vögel und Krokodile. Archiv f. Biontologie; Bnd. 1, 1906.

Leydig. Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. Archiv für mikroskopische Anatomie; Bnd. VIII, 1872.

Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen, 1872.

Leydig. Anat. histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin, 1853.

Merkel. Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock, 1880.

Oppel. Vergleichende mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Teil III, Mündhöhle u. s. w., Fischer, Jena, 1900.

Tuckerman. On the terminations of the Nervus of the lingual papillae of the Chelonia. Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiologie; Bnd. 9, 1892.

Vögel.

Bath. Die Geschmacksorgane der Vögel und Krokodile. Archiv f. Biontologie, Bnd. 1, 1906.

Oppel. Vergleichende mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere, Teil III, Mundhöhle u. s. w., Fischer, Jena, 1900.

Säugetiere.

Oppel. Vergleichende mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Teil III, Mundhöhle. Bauchspeicheldrüse und Leber, Fischer, Jena, 1900.

Poulton. The tongue of Peromeles nasuta with some suggestions as to the origin of tastebulbs. Quarterly Journal of microscopical Science; Vol. 23, 1883.

Poulton. The tongue of Ornithorrhynchus paradoxus. The origin of tastebulbs and the parts upon which they occur. Quarterly Journal of microscopical Science; Vol. 23, 1883.

Poulton. On the tongues of the Marsupials, Proceedings of the Zoological Society of London, 1883.

Rawitz. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Cetaceen II. Ueber die Zunge von Delphinus delphis. Internationale Monatschritt für Anatomie und Physiologie; Bnd. 20, 1903.

Stahr. Ueber die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie; Bnd. 4, 1901.

Tuckerman. The tongue and gustatory organs of Fiber Zibethicus. Journal of Anatomy and Physiology; 1888. Vol. 22.

Tuckerman. The gustatory organs of Lepus americanus. American Journal of Science; Vol. 38, 1889.

Tuckerman. The gustatory organs of Mammalia. Proceedings of the Boston Society of Natural history; Vol. 24, 1889.

Tuckerman. The development of the gustatory organs in Man. American Journal of Psychiology; Vol. III, 1890.

Tuckerman. On the gustatory organs of sciurus hudsonius. International Monatschrift für Anatomie und Physiologie; Bnd. 18, 1891.

Tuckerman. The gustatory organs of Procyon lotor. Journal of Anatomy and Physiology; Vol. 24, 1900.
Tuckerman. The gustatory organs of Belideus ariel. Journal of Anatomy and Physiology; Vol. 24, 1900.
Tuckerman. The gustatory organs of Ateles ater. Journal of Anatomy and Physiology; Vol. 36, 1902.

Chemische Reize und Geschmack.

Braeuning. Zur Kenntnis der Wirkung chemischer Reize. Archiv für die gesamte Physiologie; Bnd. 102, 1904, S. 163.
Cole. Reaction of frogs to chlorides of ammonium, potassium, sodium and lithium. Journ. of Comp. Neur. Vol. 20, 1910.
Herrick. Organ and sense of Taste in Fishes. Woodshole Bulletin for 1902 (1904).
Herrick. On the centers for taste and touch in the Medulla Oblongata of Fishes. Journ. of Comparative Neurology; Vol. 16. 1906.
Nagel. Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe; mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibliotheca Zoologica; Heft 18, 1894.
Parker. The sense of taste in fishes. Science; N°. 27, 1908.
Parker. Smell, taste and chemical sense in Vertebrates. Academy of Natural Science in Philadelphia, March. 1912.
Sheldon. The reactions of the dogfisch to chemical stimuli. Journal of Comparative Neurology; Vol. 19, 1909.
Van Wayenburg. De beteekenis van reflectorische bewegingen voor de zintuigelijke waarneming in verband met de wetten van Weber en Fechner. Amsterdam, 1897. Scheltema en Holkema.
Zwaardemaker. Ergebnisse der Physiologie. Bnd. II, 1903.

Das periphere und zentrale Verhalten des X, IX und VII. Zyklostomen [1]).

Ahlborn, Untersuchungen über das Gehirn der Pehromyzonten. Zeitschr. f. Wiss. Zoologie, Bnd. 39, 1883.
Ariëns Kappers and Röthig. Further contribution to our knowledge of the brain of Myxine glutinosa. Proceed. of the Kon. Akademie v. Wet. Amsterdam, 1914.
Edinger. Das Gehirn von Myxine glutinosa. Abhandl. der Preuss. Akad. der Wiss.. 1906.
Johnston. The Brain of Petromyzon. Journal of Comparative Neurology; Vol. 12. 1902.
Johnston. The cranial nervecomponents of Petromyzon. Morphologisches Jahrbuch; Bnd. 34, 1905.
Johnston. The nervous system of Vertebrates. Blakiston's & son & Co. Philadelphia, 1906.
Johnston. Additional notes on the cranial nerves of Petromyzonts. Journal of Comparative Neurology; Vol. 18, 1908.
Johnston. Note on the glossopharyngeal nerve in Myxinoids. Anat. Record. Vol. II, 1908.
Schilling. Untersuchungen über das Gehirn von Petromyzon fluviatilis. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a./M., 1907.

[1]) Die Literatur über Amphioxus ist gesammelt in der Literaturliste des II. Kapitels.

Tretjakoff. Das Nervensystem von Ammocoetes. Archiv für mikr. Anatomie; 1909, Bnd. 74.

Worthington. Descriptive anatomy of the brain and cranial nerves of Bdellostoma Dombey. Quartesly Journ. of microsc. Science, Vol. 49, 1906.

Plagiostomen

Ariëns Kappers. The structure of the teleostian and selachian brain. Journal of Comp. Neur. Vol. 16, 1906, S. 100.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis II. Die Entwicklung des horizontalen Schenkels des Facialiswurzelknies. Folia Neurobiologica; Bnd. 11, 1908.

Ariëns Kappers. Der Geschmack, peripher und zentral. Eine Skizze von den phylogenetischen Veränderungen der sensiblen X, IX und VII Fasern. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam, 1911.

Bender. Über die Schleimhautnerven der VII, IX und X in Semons Forschungsreisen. Fischer. Jena 1906.

Cole. On the cranial nerves of Chimaera monstrosa with a discussion of the lateral line system and the morphology of the chorda tympani. Transact. Royal Society Edinburgh, 1896.

Ewart. On the cranial nerves of Elasmobranch fishes. Proc. of the Royal society of London; Vol. 45. 1889.

Ewart and Cole. On the dorsal branches of te cranial and spinal nerves of Elasmobranch. Proc. of the Royal society of Edinburg; Vol. 20, 1893—95.

Gegenbaur. Die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift; Bnd. VI, 1870.

Herrick. A study of the Vagal lobes and of the funicular nuclei in the brain of the Codfish. Journal of Comp. Neur. Vol. 17, 1907.

Houser. The neurones and supporting elements in the brain of a Selachan. Journal of Comp. Neurol. Vol. XI, 1901.

Merrit Hawkes. The cranial and spinal nerves of Chlamydoselachus anguineus. Proc. of the zoological society of London, 1896.

Strong. The cranial nerves of Squalus acanthias. Science, Vol. 17, 1903.

Wallenberg. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier Anat. Anz. Bnd. XXXI, 1907.

Ganoiden und Teleostier.

Allis On the muscular system and cranial nerves of Amia calva. Journ. of Morphology, Vol V, 1897.

Ariëns Kappers. Untersuchungen über das Gehirn der Knochenganoiden Amia calva und Lepidosteus osseus. Abhandlungen der Senckenb. Naturf. Gesellschaft in Frankfurt a/Main, 1907.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis III. Über den Einfluß der Geschmacksbahnen auf den Facialis und Glossopharyngeuskern und deren Verhalten zur Radix descendens N. quinti. Folia Neur, Bnd. 11, 1910.

Ariëns Kappers. Der Geschmack peripher und zentral. Eine Skizze von den phylogenetischen Veränderungen der sensiblen X, IX und VII Fasern. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam, 1914.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Teil II, Leipzig, 1898.

Herrick. The cranial and first spinal nerves of Menidia. Journ. of Comp. Neurology; Vol. IX, 1899.

HERRICK. A contribution upon the cranial nerves of the Codfish. Journ. of Comp. Neurol. Vol. X, 1900 L.

HERRICK. On the cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American Siluroid fishes. Journal of Comp. Neurology Vol. XI. 1901. The gustatory paths in te brains of bony fishes. Journal of Comp. Neurol. Vol, 15, 1905.

HERRICK. On the centers of taste and touch in the Oblongata of fishes. Journ. of Comp. Neurology; Vol. 16, 1906.

HERRICK. A study of the vagal lobes and of the funicular nuclei in the brain of the codfish. Journal of Comp. Neurology; Vol. 17, 1907.

HERRICK. On the Commissura infima. Journal of Comp. Neur. Vol. 18. 1908.

JOHNSTON. The brain of Acipenser. Fischer, Jena 1901.

LANDACRE. The origin of the cranial ganglia in Ameiurus. Journal of Comp. Neur. Vol. 20, 1910.

LANDACRE Embryonic cerebral ganglia and the doctrine of nerve components. Folia Neurobiologica Band VIII, 1914.

SCHWARTZ. Über die Entwicklung der Kopfganglien und des Kopfsympathicus bei der Forelle. Folia Neurobiologica Band II, 1918.

STANNIUS. Untersuchungen über das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock. 1849.

WALLENBERG. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anz. Bnd. 31, 1907.

VAN WIJHE. Das Viszeralskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zoologie; Bnd. V, 1879—1882.

Amphibien.

ARIËNS KAPPERS und HAMMER. Das Zentralnervensystem des Ochsenfrosches (Rana Catesbyana). Psychiatrische en Neurologische Bladen, 1918.

COGHILL. The cranial nerves of Amblystoma. Journ. of Comp. Neur. Vol. 22, 1912.

GEGENBAUR. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bnd. 11, Leipzig, 1898.

KINGSBURY. The Brain of Necturus. Journal of Comparative Neurology; Vol. 5, 1895.

NORRIS. The Vth and VIIth Cranial Nerves in Plethodon glutinosus. Proc. of the Iowa Acad. of Science. Vol. 16. 1909.

NORRIS. The cranial nerves of Siren lacertina Journ. of Morphol. Vol. 24, 1913.

NORRIS and BUCKLEY. The peripheral distribution of the cranial nerves of Nectutus maculatus. Proceedings of the Iowa Ac. of Science. Vol. 18, 1911.

VON PLESSEN und RABINOWITZ. Die Kopfnerven von Salamandra maculata. München, 1891.

RÖTHIG. Contributions upon Neurobiotaxis. The arrangement of the motor Nuclei in Myxine glutinosa, in Cryptobranchus, Necturus, Rana fusca and Bufo. Proc. of the Kon. v. Wet. Amsterdam. October 1913.

RÖTHIG. Das Gehirn der Amphibien. Wird in OPPELS Handbuch erscheinen.

STRONG. The cranial nerves of Amphibia. Journal of Morphology; Vol. X, 1895.

WALLENBERG. Die kaudale Endigung der bulbo-spinalen Wurzeln des V, VIII und X beim Frosche. Anat. Anz. Bnd. 30, 1907.

Reptilien.

ARIËNS KAPPERS. Der Geschmack, peripher und zentral u. s. w. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1914.

BECCARI. Il. 9, 10, 11 e 12 pajo di nervi cranici etc. negli embrioni di Lacerta muralis. Archivio di Anat. e di Embriol. Vol. 13, 1914.

Bender. Die Schleimhautnerven des VII, IX und X. Fischer, Jena, 1906.
Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. Vogel, Leipzig, 1908.
Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bnd. 2, 1898.

Vögel.

Ariëns Kappers. Der Geschmack, peripher und zentral. Eine Skizze von den phylogenetischen Veränderungen der sensiblen X, IX und VII Wurzeln. Psychiatrische en neurologische Bladen, Amsterdam, 1914.
Bok. Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Folia Neurobiologica; Bnd. IX, 1915.
Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel, Teil II, Arch. f. mikrosk. Anatomie; Bnd. 43.
Mesdag. Bijdrage tot de ontwikkelingsgeschiedenis van de structuur der hersenen bij het kip-embryo. Dissertatie, Groningen, 1909.
Ramon y Cajal. Radiculares sensitivos entrecruzados del pneumogastrico y glossofaringeo. Trabajos etc. Tome, VII.

Säugetiere.

Ariëns Kappers. Der Geschmack, peripher und zentral. Eine Skizze von den phylogenetischen Veränderungen der sensiblen X, IX und VII Wurzeln. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam, 1914.
v. Bechterew. Leitungsbahnen. Leipzig, 1899.
Biondi. Sul decorso e sulle connessioni della porzione distale del fasciculus solitarius nell' uomo. Richerche fatte nel laboratorio di anatomia normale etc. Vol. 15, 1911.
Bruce. On the dorsal or so called sensory nucleus of the IXth nerve. Brain; Vol. 21, 1898.
Brun. Ein Fall von doppelseitigen, symmetrischen Erweichungscysten im verlängerten Mark. Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut in Zürich. Heft VI, 1912.
Forel. Kerne des Glossopharyngeus und des Trigeminus. Zentralblatt f. Nervenheilkunde; 1893.
Fuse. Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut der Universität in Zürich, Heft VII, 1913.
Fuse. Beiträge zur Anatomie des Bodens des IV Ventrikels. Arbeiten aus den hirnanatomischen Institut in Zürich, Heft VIII, 1914.
Van Gehuchten. Recherches sur la terminaison centrale des nerfs sensibles périphériques I. Le nerf intermédiaire de Wrisberg. Le Névraxe Vol. 1, 1900. II Le faisceau solitaire, Le Névraxe Vol. 1, 1900.
Hirose. Ueber eine bulbo-spinale Bahn. Folia Neurobiologica Bnd.; X, 1916.
Kohnstamm und Wolfstein. Versuch einer physiologischen Anatomie der Vagusursprünge. Journal für Psychiologie und Neurologie; Bnd. VII, 1907.
Kölliker. Handbuch der Gewebelehre. Teil II, Leipzig, 1916.
Kosaka und Yagita. Experimentelle Untersuchungen über den Ursprung des N. Vagus und die centralen Endigungen der dem Plexus nodosus entstammenden sensibelen Vagusfasern, sowie über den Verlauf ihrer secundären Bahn. Okayama Igakkwai Zasshi. 1905, N°. 188.
Lewandowsky, Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri. Fischer, Jena, 1904.
Luna. Zur Morphologie und zur Entwicklung des Nucl. intercalatus (Staderini). Folia Neurobiologica; Bnd. IV, 1910.
Van Melle. Some reflexes of the respiration in connection with Laborde's method to restore by rhytmical traction of the tongue the respiration suppressed in

narcosis. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam. Vol. 11, 1889—1900.

Rothmann. Ueber die spinalen Atmungsbahnen. Archiv. f. Anat. und Phys. Physiol. Abteil, 1902.

Staderini. Monitore Zool. Italiano 1891 Anno V und 1896 Anno VII; Internat. Monatschrift f. Anat. und Phys. 1895, Bnd. XII und 1896, Bnd. XIII; Anat. Anzeiger, 1898, Bnd. XIV, 1906, Bnd. XXIX und 1907, Bnd. XXX.

Streeter. The peripheral nervous system in the human embryo at the end of the first month. American Journ. of Anat. Vol. 8, 1908.

Stuurman. Over den oorsprong van den Nervus Vagus bij het Konijn. Diss. Amsterdam, 1913.

Thomas. Journal de Physiologie et de Pathologie générale, 1899.

Tumbelaka. Konsekutive Veränderungen eines kleinen Herdes in dem ventrolateralen Thalamuskern und das demselben zugrunde liegende klinische Bild. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1916.

Van Wayenburg. Discussie: Notulen der Wetenschappelijke Vergaderiug v. d. Nederl. Vereen. voor Psych. en Neurologie te Utrecht. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1914.

Weigner. Ueber den Verlauf des Nervus intermedius. Merkel und Bonnet. Anatom. Hefte, Bnd. 29, 1905.

Winkler, Anatomie du système nerveux, Bohn, Haarlem, 1917.

Literatur über den Ursprung der Chorda Tympani und über die Frage der Funktion des Trigeminus beim Geschmack.

Amabilino. Sui rapporti del gangho geniculato con la corda del timpano e col faciale. 11 Pisani Vol. 19, 1898.

Bender. Die Schleimhautnerven des VII, IX und X. Fischer, Jena, 1906.

Bruns. Multiple Hirnnervenläsion nach Basisfraktur. Archiv für Psychiatrie; Bnd. 20, 1889.

Cushing. The taste fibres and their independance of the N. trigeminus. The Johns Hopkins Hospital Bulletin; Vol. 14. 1903.

Cushing. The sensory distribution of the cranial V th nerve. Ibidum Vol. 15, 1904.

Dana. A case of paralysis of the Trigeminus, followed by alternate hemiplegia. Its relations to the nerve of taste. Journal of nervous and mental disease. Vol. 13, 1886.

Dana. The question of protopathic and epicritic sensibility and the distribution of the Trigeminusnerve (third branch). Journal of Nervous and Mental Disease; Vol. 33, 1906.

Davies. The functions pf the trigeminal nerve. Brain, 1907.

Delprat. Centrale dubbelzijdige Facialisparese. Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde, 1890, Deel 11.

Dixon. On the development of the branches of the Vth cranial nerve in Man. Transaction, Dublin Society Vol. VI; 1896.

Dixon. The sensory distribution of the VIIth nerve in man. Journal. of Anat. and Physiol. Vol. 33, 1899.

Gaetano. Del nervo intermediario di Wrisberg e della corda del timpano. Le Névraxe. Vol. VIII, 1906.

Green. On the homology of the chorda tympani. Journal of comparative Neurology; Vol. X, 1900.

KEHRER. Ein Versuch bei einem neugebornen Kinde über den Sitz der Atmungszentren. Zeitschr. f Biologie; Bnd. 28, 1901.

KÖSTER. Klinischer und experimenteller Beitrag zur Lehre von der Lähmung des N. facialis, zugleich ein Beitrag zur Physioligie des Geschmacks, Schweiss, Speichel- und Thränenabsonderung. Deutsches Archiv. f. Klin. Med. Bnd. 68, 1900.

KRAUSE. Die Neuralgie des Trigeminus nebst der Anatomie und Physiologie dieses Nerven. Leipzig, 1890.

LUSSANA. Sui nervi del gusto. Gaz. medica italiana. Prov. Veneto Fisc. 42-46.

VON MONAKOW. Referat im Neurologischen Centralblatt, 1913.

RAMON Y CAJAL. Il sistema nervoso centrale del hombre y de los vertebrados. Tomo II, Madrid, 1904.

J. RAMSAY HUNT. The sensory field of the facial nerve etc. Brain; Vol. 38, 1915.

SHERRINGTON. Experiments in Examination of the peripheral distribution of the fibres of the posterior roots of some spinal nerves: Part, 11. Philosophical Transactions; Vol. 190, 1898.

ZWAARDEMAKER. Geschmack, Ergebnisse der Physiologie Bnd. II, 1903.

Das periphere und zentrale Verhalten des Trigeminus.

Zyklostomen [1]).

JOHNSTON. The brain of Petromyzon. Journal of Comp. Neur. Vol. 12, 1902.

TRETJAKOFF. Das Zentralnervensystem von Ammocoetes. Teil 11. Das Gehirn. Archiv f. mikrosk. Anatomie; Bnd. 74, 1909.

Plagiostomen.

JOHNSTON. The radix mesencephalica trigemini. The ganglion isthmi. Anat. Anzeizeiger; Bnd. XXVII, 1905.

JOHNSTON. The radix mesencephalica trigemini. Journal of Comparative Neurology; Vol. 19, 1909.

V. VALKENBURG. Zur Kenntnis der Radix spinalis N. trigemini. Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie; Bnd. 29, 1911.

V. VALKENBURG. Zur vergleichenden Anatomie des mesenzephalen Trigeminusanteils. Folia Neurobiologica; Bnd. 5. 1911.

VAN WIJHE. Ueber die Mesodermsegmente und über die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. der Kon. Akademie van Wetenschappen Amsterdam, 1882.

Teleostier.

ARIËNS KAPPERS. The structure of the Teleostean and Selachian. Brain, Journal of Comparative Neurology; Vol. 16, 1906.

VAN GEHUCHTEN. De l'origine du pathétique et de la racine superiore du trijumeau, Bulletin de l'Academie des Sciences de Belgique; Vol. 49.

TELLO. Contribucion al conocimiento del encefalo de los Teleosteos. Trabajos del laboratorio etc. de Madrid. Tome, VII, 1909.

V. VALKENBURG. Zur Kenntnis der Radix spinalis Nervi trigemini. Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie; Bnd. XXIX, 1911.

V. VALKENBURG. Zur vergleichenden Anatomie des mesencephalischen Trigeminusanteils. Folia Neurobiologica; Bnd. v. 1911.

WALLENBERG. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat Anzeiger; Bnd. 31, 1907.

[1]) Die Literatur über Amphioxus ist gesammelt in der Literaturliste des II. Kapitels.

Amphibien.

Ecker, Wiedersheim und Gaupp. Die Anatomie des Frosches II. Teil, Braunschweig, 1894.

Herrick. The medulla oblongata of larval Amblystoma. Journal of Comp. Neurology; Vol. 24, 1914.

Johnston. The radix mesencephalica trigemini. The ganglion isthmi. Anat. Anzeiger; Bnd. XXVII, 1905.

Johnston. The radix mesencephalica trigemini. Journal of Comparative Neurology; Vol. 9, 1909.

Ramon y Cajal. Origin del nervio masticador en los aves, reptiles y batracios. Trabajos du laboratorio etc. de Madrid; Tome, III, 1904.

Strong. The cranial nerves of Amphibia. Journal of Morphology; Vol. X, 1895.

v. Valkenburg. Zur vergleichenden Anatomie des mesencephalischen Trigeminusanteils. Folia Neurobiologica; Bnd. V, 1911.

v. Valkenburg. Zur Kenntnis der Radix spinalis N. trigemini. Monatschrift f. Psychiatrie und Neurologie; Bnd. XXIX, 1911.

Wallenberg. Die kaudale Endigung der bulbo-spinalen Wurzeln des V. VIII, und X beim Frosche, Anat. Anzeiger; Bnd. XXX, 1907.

Reptilien.

Beccari. La costituzione, i nuclei terminali, e le vie di connessione del n. VIII nella Lacerta mural. Archivio di Anat. Vol. X, 1911.

Johnston. The radix mesencephalica trigemini. Journal of Comparative Neurology; Vol. 19, 1909.

De Lange. Das Zwischenhirn und das Mitttelhirn der Reptilien. Folia Neurobiologica; Bnd. VII, 1913.

De Lange, Hinterhirn, Nachhirn und Rückenmark der Reptilien Folia Neurobiologica; Bnd. X, 1917.

Ramon y Cajal. Origen del nervio masticador en los aves, los reptiles y los batracios. Trabajos etc. Tome, III, 1904.

v. Valkenburg. Zur vergleichenden Anatomie des mesenzephalen Trigeminusanteils. Folia Neurobiologica; Bnd. V, 1911.

v. Valkenburg. Zur Kenntnis der Radix spinalis N. trigemini. Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie; Bnd. XXIX, 1911.

Vögel.

Bok. Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Folia Neurobiologica; Bnd. IX, 1915.

Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel IV. Der Ursprung der Augenmuskelnerven und des N. trigeminus. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 44, 1895.

Kosaka. Zur Frage der physiologischen Natur der zerebralen Trigeminuswurzel Folia Neurobiologica; Bnd. VI, 1912.

Ramon y Cajal. Origen del nervio masticador en los aves, los reptiles y los batracios. Trabajos du laboratoris de Madrid; Tome III, 1904.

v. Valkenburg. Zur vergleichenden Anatomie des mesencephalen Trigeminusanteils. Folia Neurobiologica; Bnd. V, 1911.

v. Valkenburg. Zur Kenntnis der Radix spinalis N. trigemini. Monatschrift für Psychiatrie und Neurologie; Bnd. XXIX, 1911.

Wallenberg. Die secundäre VIII Bahn der Taube. An. Anz. Bnd. 14, 1898 (enthält verschiedene Angaben bezüglich des Trigeminus).

Wallenberg. Der Ursprung des Tr. isthmo-striaticus (oder bulbo-striatus) der Taube. Neur. Centralblatt, 1903.

Wallenberg. Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube. An. Anz. Bnd. 25, 1904.

Wallenberg. Nachtrag zu meinen Artikel über die zerebrale Trigeminuswurzel An. Anz. Vol. 25, 1904.

Säugetiere.

Allen. The application of the Marchi-method to the study of the Radix mesencephalica Trigemini in the Guinea — pig. Journal of Comparative Neurology Vol. 30, 1919.

Bochenek. La racine bulbo-spinale du trijumeau etc. Névraxe, Tome III, 1901.

Bregmann. Experimentelle aufsteigende Degeneration motorischer und sensibler Hirnnerven, Jahrbuch f. Psych. und Neurologie; Bnd. XI, 1892.

Brouwer. Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Segmentalanatomie und der Sensibilitätsleitung im Rückenmark und in der Oblongata. Folia Neurobiologica; Bnd. 9, 1915.

Donaldson: Review of Wiliems: „Localisation motrice et kinaesthésique". Journal of Nervous and Mental Diseases; Volume 39, 1912.

Herrick. An introduction to neurology. Saunders & Comp., II Ed. 1918.

Hösel. Archiv f. Psychiatrie Bnd. 25, 1893.

Hulles. Zur vergleichenden Anatomie der zerebralen Trigeminuswurzel. Obersteiners Arbeiten; Bnd. XVI, 1907.

Johnston. The radix mesencephalica nervi trigemini. Journ. of Comp. Neur. Vol. 19, 1909.

Kölliker. Ueber die Medulla Oblongata und die Vierhügelgegend von Ornithorhynchus und Echidna. Engelmann, Leipzig, 1901.

Kosaka. Zur Frage der physiologischen Natur der zerebralen Trigeminuswurzel. Folia Neurobiologica; Bnd. VI, 1912.

Lewandowsky. Die Leitungsbahnen des Truncus Cerebri. Fischer, Jena, 1904.

Van Londen. Untersuchungen über den zentralen Verlauf des Nerv. trigemini etc. Petrus Campe, 1907.

Meyer Sohn. Die Dicke der absteigenden Trigeminuswurzel bei verschiedenen Säugern. Folia Neurobiologica Bnd. VII, 1913.

Von Monakow. Der rote Kern, die Haube und die Regio hypothalamica. Teil I. Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut in Zürich. Heft III, 1909.

Ramon y Cajal. Textura del sistema nervoso centrale del hombre y de los vertebrados, Tomo II, Madrid, 1904.

v. Valkenburg. Zur Kenntnis der radix spinalis N. Trigemini. Monatschrift f. Psychiatrie und Neurologie; Bnd. XXIX, 1911.

Giglio Tos. Sull' origine embrionale del nervo trigemino nell' uomo. Anat. Anzeiger Bnd. 21, 1902.

v. Valkenburg. Zur vergleichenden Anatomie des mesencephalen Trigeminusanteils. Folia Neurobiologica; Bnd. V, 1911.

Wallenberg. Zur Physiologie der spinalen Trigeminuswurzel. Neurologisches Centralblatt, 1896.

Wallenberg. Sekundäre Bahnen aus dem frontalen sensiblen Trigeminuskerne des Kaninchens. An. Anz. Bnd. 26, 1905.

Willems. Localisation motrice et kinesthésique. Les noyaux masticateur et mesencephalique du trijumeau chez le lapin. Névraxe 1911.

Winkler. Anatomie du système nerveux Tome I. Bohn, Haarlem, 1917.

VIERTES KAPITEL.

DAS LATERALIS- UND OCTAVUSSYSTEM.

Allgemeines.

Während die Umbildung der vorderen Dorsalnerven von *Amphioxus* zu den Branchialnerven der *Kranioten* (mit Ausnahme des zukünstigen Trigeminus zusammengeht mit einer Hypertrophie der Schleimhautfasern, in deren Gebiet sich auch Geschmacksknospen ausbilden, und einer gleichzeitigen Hypertrophie der dorsalen (viszeralen) motorischen Elemente, fanden wir, daß die Hautfasern jener Nerven (wieder mit Ausnahme derjenigen des Trigeminus) stark reduziert werden.

Dem letzten Punkt gegenüber steht, daß bei den Kranioten eine große Zahl von Hautfasern in diesem Gebiete eine Modifikation erfährt infolge der Ausbildung neuer Funktionen: denjenigen des Labyrinthes und der Lateralorgane, *welche Organe bei Amphioxus noch völlig fehlen.*

Dort (PARKER) werden Schwingungen des Wassers vielleicht perzipiert von haartragenden Sinnesnervenzellen auf den Tentakeln und dem Velum (DOGIEL, KUTCHIN). Daß die Zellen von JOSEPH (siehe Fig. 42) dabei eine Rolle spielen, ist gänzlich unbewiesen. Eine Uebereinstimmung zwischen diesen Zellen und den Purkinjezellen des Zerebellums — von BOEKE angenommen — kann ich nicht sehen.

Namentlich die amerikanische Schule hat darauf hingewiesen, daß die Nerven, welche die statischen Organe innervieren, zu der Kategorie der somato-sensiblen Fasern gehören, auch weil die von ihnen innervierten Sinnesorgane dem Ektoderm entstammen im Gegesatz zu den Geschmacksknospen, welche zuerst in dem Entoderm auftreten (S. 275).

In Hinsicht auf diese Tatsachen ist es nicht befremdend, daß die sensiblen Wurzelfasern der statischen Nerven gerade an derjenigen Stelle der Oblongata austreten, wo die unmodifizierten Hautfasern stark reduziert werden, d. i. vom Facialis bis zum Vagus.

Während der Labyrinthnerv selber, als N. Octavus, direkt hinter dem Facialis — wesentlich im Anschluß an ihn — austritt, finden die Nerven der Lateralorgane ihren Ursprung im Bereiche des Facialis (N. Lateralis anterior oder N. lateralis Facialis) und im Bereiche des Glossopharyngeus und Vagus (N. lateralis Glossopharyngei oder Vagi).

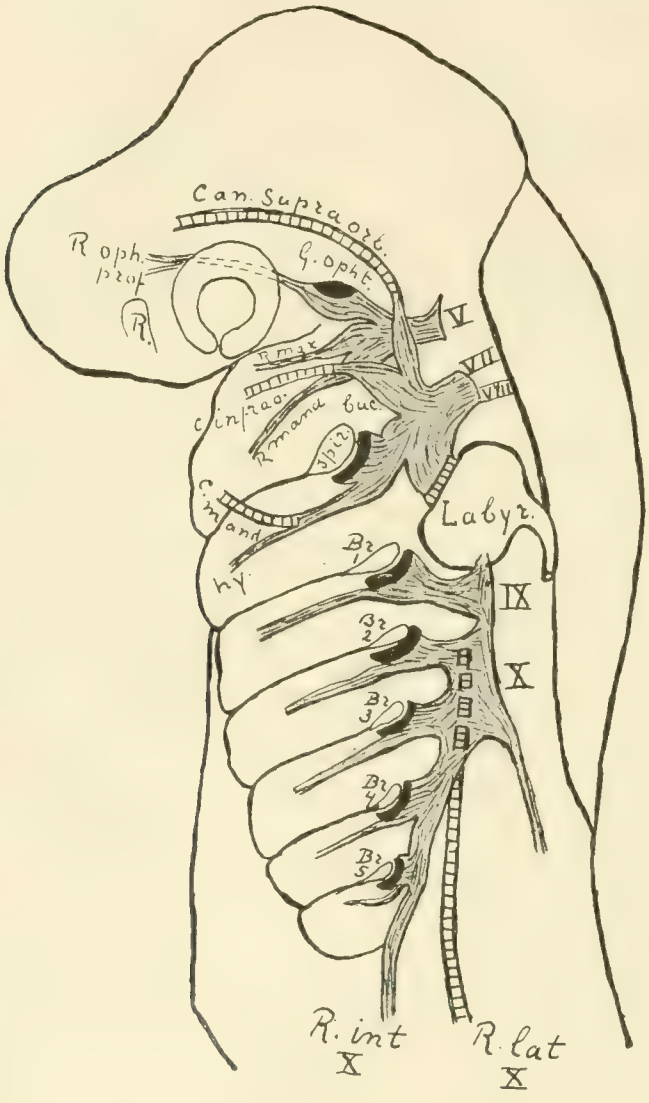


Fig. 164. Ektodermkontakte bei einem 12 mm langen Torpedo-Embryo. Seitenorganplakoden quergestrichelt, Kiemenspaltorgane (Epibranchialplakoden) dunkelschwarz, Nerven grau.

Nach FRORIEP aus EDINGER's Vorlesungen.

Die statischen Nerven unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hautfasern auch dadurch, daß sie nicht nur aus der Neuralleiste der Oblongata (wie es bei den Spinalnerven der Fall ist) hervorgehen.

Ebenso wie die Branchialnerven Zusätze erhalten aus dem Ektoderm (Epibranchialplakoden v. KUPFFERS oder Kiemenspaltorgane FRORIEPS), werden auch die drei Nerven der statischen Sinne während ihrer Ausbildung verstärkt aus ektodermalen Verdickungen, die an anderen Stellen gelegen sind als die Epibranchialplakoden und als *Seitenorganplakoden* bezeichnet werden.

In diesen Plakoden der statischen Organe sind drei Gruppen zu unterscheiden.

Die vordere Gruppe, die des Lateralis anterior, befindet sich an dem Kopfe und besteht aus drei Anlagen, derjenigen der Canalis supraorbitalis, der Canalis infraorbitalis und der Canalis mandibularis. Die mittlere, die-

jenige des Labyrinthes, umfaßt nur eine Plakode, und die hintere Gruppe, bildet die Seitenlinie des Körpers.

Obschon die Funktionen der Lateralorgane und des Labyrinthes nicht dieselben sind, weisen sie eine so große Verwandtschaft auf, daß eine gemeinschaftliche Behandlung derselben wohl zu rechtfertigen ist.

Bevor ich dazu schreite, möchte ich darauf hinweisen, daß — ebenso wie in den gewöhnlichen Hautfasern — auch hier eine Einteilung der Funktionen in primitive vitale (oder protopathische) und höhere, gnostische (oder epikritische) möglich ist und zwar in dem Labyrinth.

Während die genannten Nerven in ihrer primitiven Funktion nur dazu dienen, Reize, welche direkt mit dem Stand und der Haltung des Körpers zu tun haben, zu perzipieren und diese unmittelbar (reflektorisch) zu effektuieren, also für das subjektive Verhalten des Tieres von großer Wichtigkeit sind, entwickelt sich im Anschluß an das primitive Labyrinth ein Organ — die Cochlea — welches dem Hören dient und das, namentlich in höheren Entwicklungsstufen, mehr und mehr benutzt wird für solche Reize, deren Wahrnehmung für das subjektive Verhalten des Tieres nicht direkt notwendig ist und in Uebereinstimmung damit auch nicht stets sofort effektorisch elaboriert wird.

Ein großer Teil der Gehörswahrnehmungen steigt zum Bewußtsein auf und trägt als epikritische Perzeptionen zur Kenntnis (Gnosis) der Außenwelt bei.

Wir werden von dieser physiologischen oder, wenn man will, psychologischen Tatsache auch in der Anatomie der zentralen Verbindungen jener Nerven Ausdrücke finden, indem von allen Empfindungen, um die es sich in diesem Kapitel handelt, nur oder fast nur die Gehörsempfindungen eine Projektion auf der Rinde erhalten, während die anderen Reize entweder direkt aboral oder in Verband mit anderen Bewegungskorrelationszentren (Zerebellum) effektuiert werden.

Bevor ich dazu schreite diese zentralen Verhältnisse näher zu erörtern, zunächst noch etwas über die peripheren Endorgane selber, auch in ihrem Bau eine große Verwandtschaft aufweisen.

Diese Verwandtschaft (Fig. 165 *A*, *B* und *C*) besteht darin, daß die Neuroepithelzellen von allen drei im Prinzip ähnlich gebaut sind und zwar als kolbenförmige Zellen, welche (im Gegensatz zu dem Verhalten der Neuroepithelzellen in den Geschmacksknospen) erheblich kürzer sind als die sie umgebenden Stützzellen, nicht so tief reichen wie diese.

An ihrem obern freien Ende sind sie mit langen, feinen Wimpern versehen, welche sich von denjenigen der Geschmacksorgane durch ihre Dünnheit und Länge unterscheiden. Während die Borsten der Geschmackszellen kurze, steife Härchen sind, sind die Haare der Octavus- und Lateralis-Sinnesorgane im allgemeinen so gebaut, daß sie leicht bei Vibrationen der sie manchmal bedeckenden Kutikularmembran oder der umgebenden Flüssigkeit in Bewegung geraten, ja förmlich jede Bewegung derselbe mitmachen.

Diese Flüssigkeit kann das Wasser sein, welches den Körper umspült, oder es kann eine eingekapselte Körperflüssigkeit sein, welche den Hohlraum, in dem das Sinnesorgan vorkommt, füllt.

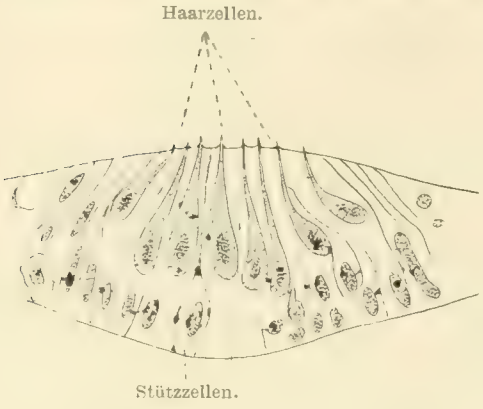


Fig. 165 A. Lateralorgan einer Catostomuslarve, n. JOHNSTON.

Die vibrierende Membran mit oder ohne Kalkablagerungen (Otolithen) spielt dabei manchmal eine große Rolle (Maculae acusticae, Cochlea).

Auch zeigen die Lateralorgane und das Labyrinth darin eine Verwandtschaft, daß sie ursprünglich eine offene Kommunikation mit dem umgebenden Wasser haben.

In den Lateralorganen geht die offene Kommunikation nur selten verloren, doch fehlt sie konstant bei den SAVIschen Bläschen und bei den Kanälen einiger Fische.

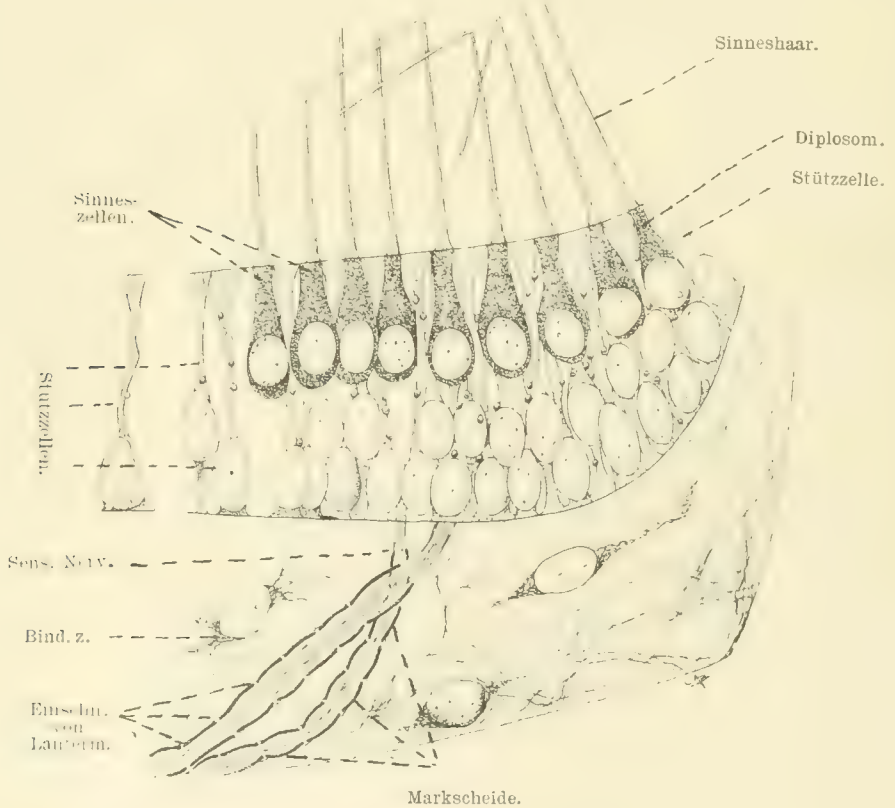


Fig. 165 B. Sinneszellen und Stützzellen einer Crista acustica von Proteus anguineus n. RETZIUS.

Das Labyrinth hat nur noch bei den Plagiostomen (Fig. 171) eine Verbindung mit dem umgebenden Wasser durch den Ductus endolymphaticus. Bei den höheren Formen fehlt diese offene Kommunikation.

Die eingekapselte Flüssigkeit kann jedoch leicht in Schwingung gebracht werden, entweder weil die sie von der Außenwelt trennende

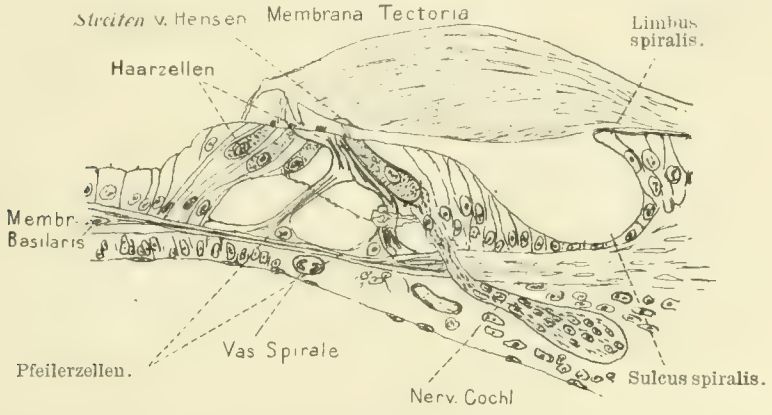


Fig. 165 C. Das Cortische Organ eines 6 Tagen alten Kaninchens, n. Held.

Membran nur dünn ist (Cochlea), oder weil die Schwingung an der Hohlraumsflüssigkeit selber angreift (Vestibularapparat).

Kurzgefaßt kann man sagen, daß der Bau aller dieser perzipierenden Organe stets ein solcher ist, daß er der Rezeption von dynamischen Reizen der Flüssigkeit angepaßt ist.

Diese Reize sind meistens (vielleicht immer) rhythmisch. Es handelt sich hierbei also um taktile Organe, welche eine periodische Druckwirkung erfahren, sei es von massalen Bewegungen, sei es von rhytmischen Vibrationen, und man kann die Gruppe dieser Sinneswerkzeuge als *Zwingungsrezeptoren* bezeichnen.

Ich kann wenigstens kein besseres Wort finden, um die Verwandtschaft zwischen diesen Organen anzudeuten, welche ihre Ascendenz weit nach unten bis in die Reihe der wirbellosen Tiere ausdehnen, indem dort an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche (wie auch an den Zirri und Tentakeln von Amphioxus) Zellen mit haarförmigen Ausläufern vorkommen, welche (neben Tastempfindungen?) massale Bewegungen und Vibrationen der umgebenden Flüssigkeit perzipieren dürften.

Die erste Spezialisierung solcher Rezeptoren zu einem bestimmten Organ steht im Dienste des Gleichgewichtes und des Muskeltonus und zeigt sich bei den Wirbellosen als *Statozyste*.

Unter den Wirbeltieren treten erst bei den Kranioten besondere Endorgane für spezialisierte Schwingungsrezeptionen auf.

Den am wenigsten komplizierten spezialen Apparat dieser Art finden wir bei den Fischen in den *Lateralorganen*, deren Funktion (man vergleiche die Untersuchungen von PARKER, HOFER und STEINMANN) darin bestehen dürfte, daß sie den, beim Hin- und Herschleudern des Schwanzes während des Schwimmens vom Wasser in Periode damit ausgeübten Gegendruck perzipieren. Auch sollen sie dienen für die Wahrnehmung der reflektierten Schwingungen bei der Näherung an feste Gegenstände. So sollen sie es dem Tier ermöglichen, auch im Dunklen und in trüben Wassern seinen Weg zu finden, ohne sich an feste Objekte zu stoßen.

Die *Seitenlinien* des *Körpers* und des *Kopfes*, in welchen jene Organe meistens enthalten sind, sind schon längst bekannt, weil sie bei manchen Fischen direkt auffallen.

Meistens findet man davon vier, wovon eine sich wie eine gerade Linie auf der Körperseite erstreckt und dem ganzen Apparat den Namen gegeben hat. Die drei andern finden sich am Kopfe und sind wieder so geordnet, daß eine über oder um das Auge verläuft (C. S. O.), eine unter demselben (C. I. O.) und eine dritte sich über den Unterkiefer erstreckt (C. H. m., Vergl. Fig. 168).

Daß diese Kanäle Sinnesorgane enthalten, ist erst in der Mitte des vorigen Jahrhunderts von LEYDIG bei den Fischen entdeckt und, etwa 1870, wurden die Organe von SCHULZE auch bei den Amphibien nachgewiesen.

Bei den Urodelen Amphibien sind die Lateralorgane während des ganzen Lebens anwesend, nur senken sie beim Landleben in die Tiefe hinein, vermutlich durch Eintrocknen, und kommen im folgenden Frühjahr wieder an die Oberfläche.

Auch bei Fischen, namentlich Cyprinoïden, können sie zeitlich verloren gehen durch Verhornung; sie bilden dan sog. Perlorgane, werden aber durch neue ersetzt.

Die Anuren haben solche nur während der Larvalzeit.

Die einfachste Form des Lateralorganes liegt vor bei Petromyzon und den Amphibien.

Dort findet man reihenmäßig geordnete Gebilde von kurzem, zylindrischem Epithel mit großen Stützzellen, die von einem Grübchen umgeben sind, sodaß die Ränder des Organes tiefer liegen als die umgebende Haut [1]), während die Mitte desselben etwa mit dem Niveau der Haut gleich ist.

In eigentliche Kanäle sind dieselben hier nicht versenkt.

Letzterer Zustand findet sich aber bereits bei den Selachiern, und bei den Holocephalen (Chimaera) ist diese Kanalbindung schon makroskopisch sehr auffallend.

[1]) Weil sie meistens tiefer liegen als die Haut, werden sie in der englischen Literatur „pit organs" oder „neuromasts" genannt, im Gegensatz zu den Geschmacksknospen der Haut, wovon auch ihr Neuropithel sich, wie oben erwähnt, unterscheidet.

Sie kommt dadurch zustande, daß die diese Organe umgebende Wand sich bedeutend erhöht, resp. daß das Organ mehr in die Tiefe versinkt.

Indem nun um jedes Organ, oder zwischen zwei Organen, die Epidermisfalte sich erhöht, bleibt direkt oberhalb desselben ein Porus offen, der die Kommunikation mit dem Wasser und die direkte Perzeption von dessen Vibrationen ermöglicht.

Bei einigen Fischen werden die Kanäle fast gänzlich geschlossen (Dercum), sodaß eine direkte Wahrnehmung dieser Vibrationen kaum möglich ist. Meistens ist aber die äußere Haut darüber dann so dünn, daß eine, wie durch ein Trommelfell erfolgende Fortpflanzung der Molekularbewegungen auf die in den Kanälen befindliche Flüssigkeit vor sich gehen dürfte.

Eine bedeutend tiefere Einsenkung zeigen zwei Abarten der Lateralorgane: die Lorenzinischen *Ampullen* und die Savischen *Bläschen*.

Erstgenannte Organe kommen bei Selachiern in Gruppen am Kopfe vor (Fig. 168), in der Form von in die Tiefe eindringenden Röhren.

Sie setzen sich fort bis weit unter die Epidermis und enden in einer ampullenartigen Erweiterung, welche kleine seitliche Ausbuchtungen aufweist und einen Ast des N. lateralis anterior erhält.

Das in dieser Ampulle sich findende Sinnesorgan zeigt denselben Bau wie die Kanalorgane, ist aber mit einer Gallertmasse bedeckt, die sich bis zu der äußern Öffnung erstreckt. Daher kommt es, daß diese Organe auch wohl *Gallertröhren* genannt werden.

Bei der zweiten Abart von Lateralorganen, den Savischen *Bläschen*, hat eine gänzliche Abschnürung von der Außenwelt stattgehabt.

Sie finden sich nur bei Torpedo und zwar in der Nähe der elektrischen Organe als mit Plattenepithel ausgekleidete Bläschen, welche auf dem Boden große, mit Wimpern versehene Sinneszellen aufweisen.

Die Bläschen sind mit einer Flüssigkeit gefüllt, und wir müssen annehmen, daß es die Vibration dieser Flüssigkeit ist, welche von den Sinneszellen perzipiert wird.

Hier finden wir also einen Übergang von dem offenen zu dem geschlossenen System von Vibrationsorganen.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, daß auch der andere Apparat für Vibrations-Perzeptionen, der Vestibularapparat anfänglich ein mit der Außenwelt frei kommunizierendes Gebilde ist, dessen flüssiger Inhalt mittels des Ductus endolymphaticus in direkter Kontinuität mit dem umgebenden Wasser steht. Auch hier tritt (oberhalb der Elasmobranchier) eine Scheidung ein und hört die direkte Kommunikation mit der Außenwelt auf.

Oberhalb der Selachier nimmt die Zahl der Lateralorgane ab, ihre Größe jedoch zu. Die größten Organe finden sich bei den Teleostiern, wo auch das Hautskelett sich an ihrem Bau beteiligt (Gegenbaur).

Eine ganz mächtige Entwicklung erreicht der Apparat auf dem Kopfe einiger Tiefseefische (Macruridae; Pfüller) sowie bei Mormyrus.

Wie bereits gesagt wurde, kommen die Lateralorgane noch vor bei

den wasserlebenden Amphibien, namentlich bei den Perennibranchiaten, aber auch bei den Caducibranchiaten. Sie sind dort nicht mehr in Kanäle eingeschlossen, sondern zeigen wieder die primitive Form, wie bei den Zyklostomen.

Bei den Larven der schwanzlosen Amphibien findet man sie ebenfalls, doch zeigen sie dort bei der Metamorphose den Zurückgang durch Verhornung der Stützzellen, wovon bereits oben die Rede war. Wenn später die verhornte Platte abgefallen ist, findet man die Stelle nur wieder durch einen Mangel an Pigment.

Diese „Flecken" sind als Tastflecken bekannt; daß sie aber eine bedeutende Funktion beim Tasten spielen, ist nicht wahrscheinlich (Gegenbaur).

Die *Nerven*, welche die Lateralorgane innervieren, sind verschieden ausgebildet, je nach der untersuchten Fischordnung. Man unterscheidet deren zwei, den Nervus *lateralis posterior* und den Nervus *lateralis anterior*, wovon letzterer mit zwei Wurzeln, einer obern und einer untern, die Oblongata verläßt.

Der erstgenannte Nerv versieht die Seitenlinie des Körpers mit Fasern, der letztgenannte die Organe des Kopfes.

Der Nervus lateralis posterior wird auch wohl *Nervus lateralis vagi* oder *N. lat. glossopharyngei* genannt, weil er meistens auf dem Niveau des Vagus oder des Glossopharyngeus in die Oblongata tritt.

Der Nerv. lateralis anterior wird auch unter dem Namen eines *Nervus lateralis Facialis* oder (seltener) *Nervus lateralis Trigemini* beschrieben, weil er, wie bereits erwähnt, auf dem Niveau des VII-Eintrittes in die Oblongata tritt aber peripher vielfach mit sensiblen Ästen des Trigeminus zusammen läuft.

Das periphere Endorgan und die verschiedenen Aeste des *N. octavus* werden besser bei jeder Klasse gesondert behandelt, weil sie in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere einen sehr verschiedenen Entwicklungsgrad erreichen.

Das Lateralis- und Octavussystem der Zyklostomen.

Von den beiden Ordnungen der Zyklostomen sind die uns interessierenden Systeme am geringsten bei den Myxinoiden entwickelt, wie aus den Untersuchungen Ayers und Worthingtons hervorgeht.

Es gilt dies sowohl für die peripheren Endorgane dieser Nerven als für ihr zentrales Verhalten.

Da wir darin viel eher regressive als primitive Verhältnisse sehen müssen, werde ich darauf nicht weiter eingehen und verweise ich auf Untersuchungen der genannten Forscher.

Bei den *Petromyzonten* sind die Lateralnerven und der N. octavus gut ausgebildet und enden hauptsächlich in dem sog. Tuberculum acusticum

der Oblongata, besser Tuberculum staticum oder Area statica genannt, dem dorsolateralen Abschnitt der Oblongata, der sich kaudalwärts an das Areal der Hinterwurzeln anschließt.

Die Area statica von Petromyzon ist durch den Besitz ähnlicher Zellen gekennzeichnet, wie man sie in dem Hinterhornareal des Rückenmarks und in dem spinalen Trigeminuskern findet, d.h. große Zellen mit einem nach auswärts gewandten Dendritennetz, dessen Neuriten Bogenfasern bilden. Übrigens enthält sie körneränliche Zellen, deren genaue Verbindungen noch nicht bekant sind (JOHNSTON).

Die Art, wie ihre graue Substanz sich gliedert, ist am deutlichsten auf dem Niveau des Vestibularis-Eintrittes zu sehen. (Fig. 166).

Dort kann man drei Areale darin unterscheiden. In erster Linie ein *dorsales Areal*, welches hauptsächlich die Elemente des N. lateralis anterior aufnimmt (mit Ausnahme der feineren Fasern) und deshalb als *Lobus liniae lateralis anterioris* bezeichnet wird (nu. dors. Fig. 166).

Ventral davon findet sich ein Gebiet, welches als *medialer Kern* bezeichnet werden kann (dorso-medialer Kern JOHNSTONS) und neben den feineren Fasern des N. lateralis anterior hauptsächlich die Fasern des N. lateralis posterior aufnimmt. (Fig. 166: nu. med.) Zuletzt kann man ein *ventrales Areal* (*ventro-lateraler* Kern JOHNSTONS) unterscheiden, welches der Hauptsache nach als Endgebiet des Vestibularis betrachtet werden muß. (nu. ventr. Fig. 166).

In allen diesen drei Kernen kommen die genannten zwei Zellarten vor.

Dabei tritt in dem Lobus Nervi lateralis anterioris oder Dorsalkern noch eine Art großer spindelförmiger Zellen auf, welche größtenteils im frontalsten Abschnitt nahe dem Zerebellum liegen (Nucl. octavo-motorius), teilweise im hintern Abschnitt dieses Lobus vorkommen.

Die ganze Area statica ist von einer Fortsetzung der Molekularschicht des Zerebellums bedeckt, einem bei Petromyzon noch ziemlich dünnen Neuropil, welches Dendriten von großen Zellen und zahlreiche Endaufpinselungen von Wurzelfasern enthält, die *Crista cerebellaris*.

Die großen Zellen, welche dahin einen Teil ihrer Dendriten senden, schicken auch Dendriten nach innen in das zentrale Grau des Lobus.

Sie gehen frontalwärts allmählich in die Purkinjezellen des Zerebellums über, wobei die nach innen auswachsenden Dendriten verloren gehen und nur das äußere Dendritennetz in der Molecularis übrig bleibt.

Von den drei Kernen selber, dem dorsalen, medianen und ventralen, geht namentlich der mediane Kern, also der Kern unterhalb des Lobus lateralis anterior, in das Zerebellum über (JOHNSTON).

Der Verlauf der Lateralnerven ist nun wie folgt.

Der *N. lateralis posterior* tritt auf dem Niveau des N. glossopharyngeus in die Oblongata ein, etwas frontal und dorsal von der sensiblen IX-Wurzel.

Seine Fasern, die meistens nur ein Bündel bilden, fallen durch ihre Dicke auf und verlaufen in der dorso-lateralen Peripherie der Oblongata

frontalwärts. Sie enden meistenteils in dem medianen Kern der Area statica. Ein Teil derselben tritt in die Crista cerebellaris der Oblongata ein, wo ihre Endaufpinselungen sich an die Dendriten der Purkinje-artigen Zellen legen, während ein dritter Teil in das Zerebellum selber hinein zieht, wo sie teilweise kreuzen (dickfaseriger Abschnitt der Commissura Cerebelli), teilweise ungekreuzt enden.

Dichotomien sollen nicht vorkommen in den Wurzelfasern des N. lateralis posterior, aber ein Teil derselben soll absteigen (TRETJAKOFF.)

Der *Nerv. lateralis anterior* (oder Nerv. lateralis VII) tritt auf dem Niveau des Facialis und Vestibularis in die Oblongata ein, oberhalb des letzgenannten Nerven und etwas frontal davon.

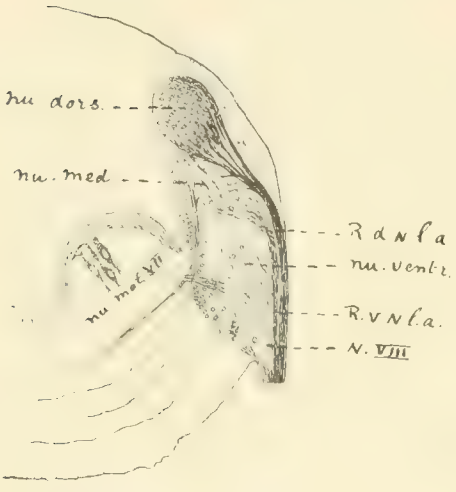


Fig. 166. Die Wurzelfasern des N. VIII und des N. lateralis anterior. Der Nucl. dorsalis, medialis und ventralis bei Petromyzon, n. JOHNSTON. *R. d. N. l. a.* = Radix dorsalis Nervi lateralis anterioris; *R. v. N. l. a.* = Radix ventralis Nervi lateralis anterioris.

Er besteht deutlich aus zweierlei Wurzelbündeln, welche sich durch das Kaliber ihrer Fasern unterscheiden (vergl. Fig. 166).

Die dünneren ventralen Fasern enden meistenteils in de *medianen* Kern, in den auch der größere Teil des N. Lateralis posterior eintritt. Andere steigen zum Kleinhirn auf.

Das dickfaserige dorsale Bündel (R. d. N. l. a.) legt sich jedoch in den dorsalsten Abschnitt der Oblongata, den dorsalen Kern oder Lobus Nervi *lateralis* anterioris und verläuft dort auf- und abwärts.

Die aufsteigenden Fasern der dichotomisierenden Wurzelen enden größtenteils um den vordern octavomotorischen Kern (Fig. 167), um dessen Zellen sie sich mit einem spatelförmigen Ende anlegen. Von hier gehen Bogenfasern zur Mittelhirnbasis.

Die absteigenden Fasern verästeln sich innerhalb des Lobus lateralis anterior um kleinere und größere Zellen, wovon die größern hauptsächlich im kaudalsten Abschnitt des Lobus einen mehr oder weniger ausgeprägten Kern bilden, den man als Nucl. octavo-motorius posterior bezeichnen könnte, im Gegensatz zu dem ebengenannten vordern Kern. Von diesen Zellen gehen Bogenfasern in kaudaler Richtung.

Da auch in dem medianen Kern, der wesentlich den Hauptkern des Lateralis posterior darstellt, Lateralis anterior-Fasern enden, sind die Lateral-Systeme nicht streng geschieden und kommt eine Korrelation ihrer Reize namentlich im medianen Kerne zustande.

Das *Vestibular-Organ* der Zyklostomen ist viel komplizierter in seinem Bau als die Lateralorgane.

Bei den Myxinoiden besteht es aus einem Saccus communis, an dessen Seitenenden der eine Bogengang dieses Tieres inseriert. An dem Saccus endet der N. VIII in zwei Ästen: dem R. posterior und anterior (RETZIUS).

Bei Petromyzon weist der Saccus communis jedoch zwei Abteilungen auf und hat auch der Bogengang sich in zwei Kanäle differenziert, Canalis anterior und posterior, wovon der erste den Ram. ant., der zweite den

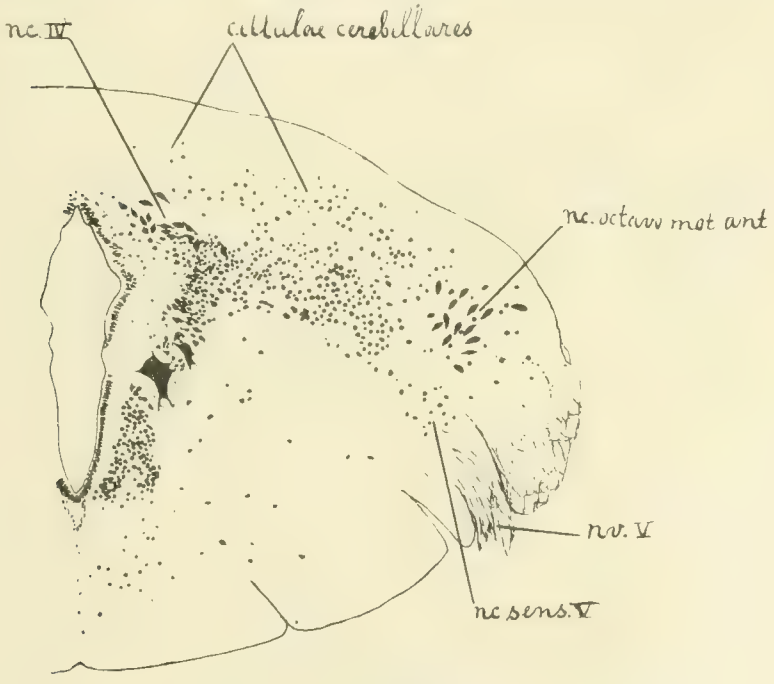


Fig. 167. Der Nucleus Octavo-motorius anterior bei Petromyzon. Zeichnung v. v. HOEVELL.

Ramus posterior des N. VIII in sein ampullenförmiges Anfangsstück aufnimmt. Andere Fädchen bleiben mit dem Saccus comm. in Verbindung.

In seinen zentralen Endigungen ist der *N. Octavus* von Petromyzon denjenigen der N. N. laterales sehr verwandt, namentlich zeigt er eine große Übereinstimmung mit dem N. lateralis anterior.

Der Ramus posterior VIII, welcher der dorsalen Wurzel des Octavus entspricht, hat überwiegend dichotomisierende Fasern, welche frontal- und kaudalwärts ziehen. Hierunter fällt eine Gruppe von sehr feinen Fasern auf, welche in dem dorsalsten Abschnitt der Area statica enden und also eine Korrelation mit dem Lateralissystem darstellen.

Die nicht dichotomisierenden Fasern der oberen Wurzel verlaufen frontalwärts, in der Richtung des Zerebellums.

Auch die Fasern der *untern Wurzel* (R. anterior) dichotomisieren sich meistens. Doch scheinen auch darin nicht-dichotomisierende Fasern vorzukommen (TRETJAKOFF), welche aber nicht, wie diejenigen der obern Wurzel, aufsteigen, sondern einen *absteigenden Verlauf* nehmen. Diese Fasern unterscheiden sich durch ihr grobes Kaliber (ähnlich wie bei den Teleostiern).

Man würde geneigt sein, aus diesem Verhalten zu schließen, daß zwar beide Wurzeln analoge Funktionen haben, insofern beide auf- und absteigende dichotomisierende Fasern bilden, aber daß die untere Wurzel hier bereits mehr aboralen Reflexen dient, die obere mehr eine Korrelation mit frontalen Zentren (Zerebellum?) darstellt.

Die Mehrzahl der dichotomisierenden Fasern endet in dem ventralen Kern (ventrolateralen Kern JOHNSTONS) der Area statica.

In diesem Kern kommt eine Zahl von größern Zellen vor, deren Neuriten eine ventrale Kommissur bilden (Dekussation) und dann überwiegend neben dem Fasc. long. post. absteigen. Sie sind als octavomotorische Reflex-Neuronen zu betrachten, welche die Gleichgewichtseindrücke auf niedere Zentren übertragen. (TRETJAKOFF.)

Vielleicht, daß einige dieser Zellen den MAUTHNERschen homolog sind, welche bei höheren Fischen die Reize des Octavo-Lateralissystems auf die Schwanzregion des Rückenmarkes übertragen; vielleicht sind sie näher dem *Tangentialkern* verwandt, welchen CAJAL bei Fischen beschrieb, und dessen Elemente dieselbe Verbindungsart mit den zuführenden vestibulären Fasern aufweisen, welche sich wie ein Löffel dem Zellkörper anlegen.

Da das ganze Gebiet der Area statica frontal mit dem Kleinhirn und kaudal mit dem Areal der Hinterwurzelfasern des Rückenmarkes kontinuell ist, wird dadurch ihre bereits am Anfang dieses Kapitels erörterte Verwandtschaft mit den somatosensiblen Reizen demonstriert.

Auch geht aus dieser Auseinandersetzung hervor, daß das Kleinhirn von Petromyzon bloß eine Fortsetzung und weitere Differenzierung des statischen Areales ist, worauf ich in dem entsprechenden Kapitel näher eingehen werde.

Das Lateralis- und Octavussystem der Plagiostomen.

Bei den *Plagiostomen* ist sowohl das Lateralis- als das Octavussystem viel bedeutender entwickelt als bei den Zyklostomen. Dies geht an erster Stelle aus dem Verhalten an der Peripherie hervor.

Die Endorgane des Lateralissystems haben den Zyklostomen gegenüber sehr zugenommen. Mehr als hundert Kanalorgane finden sich am Körper und Kopf, welcher (Fig. 168) daneben auch noch LORENZINIsche Ampullen (und, bei Torpedo, auch SAVIsche Bläschen) trägt.

Die Nerven des Lateralapparates und auch die zentralen Endigungen sind zwar dieselben wie bei Petromyzon, aber sehr vergrößert.

Der *Nerv. lateralis posterior* tritt bei den Selachiern, wie bei Petromyzon,

auf dem Niveau des Glossopharyngeus ein (obschon er peripher eine Strecke zusammenläuft mit dem Vagus), während der N. lateralis anterior dorsal vom Facialis und Vestibularis eintritt.

Die gesamte Area statica ist viel mächtiger als bei den Zyklostomen, doch lassen sich die drei dort erwähnten Areale auch hier darin unterscheiden, namentlich bei den Formen mit evertiertem Nachhirn, wie Hexanchus.

Zunächst ist auch hier als *dorsaler Kern* der Lobus Nervi lateralis anterioris zu erwähnen, welcher als ganz aparter Höcker der Oblongata-

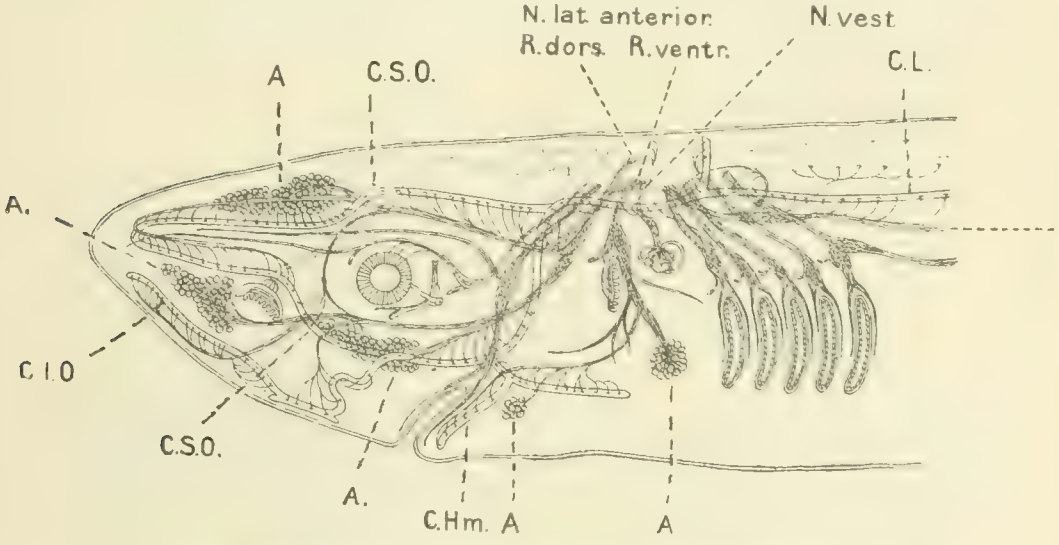


Fig. 168. Das System der Lateralorgane und LORENZINIschen Ampullen bei Laemargus borealis (n. EWART).

Auf dem Kopf:

C. S. O. = Canalis supra-orbitalis (verläuft um das Augengebiet); *C. I. O.* = Canalis infra-orbitalis; *C. Hy. m.* = Canalis Hyo-mandibularis; *A.* = Ampullen von LORENZINI.

Auf dem Körper:

C. L. = Canalis lateralis.

wand aufliegt und nur mittels einer schmalen Zone mit derselben verbunden ist (siehe Fig. 170: L. L. A. = Lobus Liniae anterioris).

Die beiden andern Kerne (der *mediale* und *ventrale Kern* von Petromyzon) sind in dem obersten Abschnitt der eigentlichen Oblongatawand und in dem mehr ventrolateral gelegenen Areal wiederzufinden.

Der *mediane Kern*, welcher, wie bei Petromyzon, hauptsächlich den N. later. posterior aufnimmt (aber doch auch Lat. ant.-Fasern), ist deshalb wohl als Lobus N. lateralis posterioris bezeichnet (Fig. 169: L. Sens. Som.).

Diese beiden Kerne sind wieder mit einer *Crista cerebellaris* bedeckt, welche bei Selachiern viel dicker ist als bei Zyklostomen und sich fast bis zum Calamus scriptorius ausdehnt (Fig. 169 und 170).

In diesen beiden Kernen liegen, neben zahlreichen kleinen Granula-ähnlichen Zellen, große Elemente.

Darunter findet man solche, welche in der grauen Substanz der Lobi selber eingebettet sind und ihre Dendriten ziemlich gleichmäßig in alle Richtungen, wenn auch namentlich nach außen schicken. Ihre Neuriten bilden innere Bogenfasern.

Andere große Zellen liegen nahe der Crista und senden die Mehrheit ihrer Dendriten in die Crista selber hinein.

Die Dendriten der letztgenannten Gruppe sind mit kleinen Verdickungen (Dornen) besetzt und sind dadurch den Purkinjezellen noch mehr ähnlich als es bei Petromyzon der Fall war. Sie unterscheiden sich aber

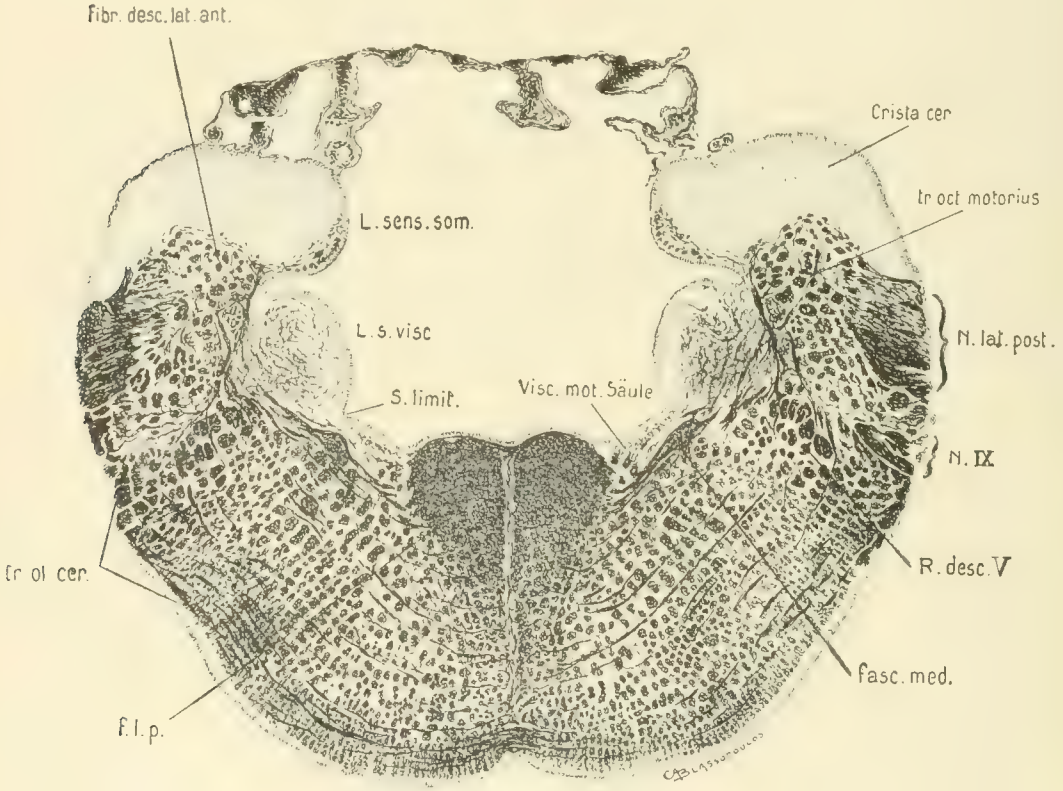


Fig. 169. Eintritt des Nerv. lateralis posterior bei Scyllium canicula, n. SCHEPMAN.

auch hier noch dadurch von den letzteren, daß sie doch auch Dendriten haben — sei es auch wenige —, welche sich in die innere Masse des Lobus ausdehnen (HOUSER, JOHNSTON).

Der untere, *ventrale Kern* der Area statica, der den Octavus aufnimmt, ist anders gebaut als die beiden erstgenannten; er enthält weniger körnerähnliche Zellen und mehr größere Elemente, namentlich in seinem un-

tersten Abschnitt. Letztgenannte sind gewissermaßen als Homologa der noch größern MAUTHNERschen Zellen der Teleostier zu betrachten.

Die Verbindungen der Nerven mit diesen Kernen sind im Prinzip wie bei den Zyklostomen.

Der *Lateralis posterior* (Fig. 169 rechts) verläuft mit der Mehrheit seiner Fasern an der dorsolateralen Peripherie der Oblongata frontalwärts und verliert sich auf dem Niveau des VII—VIII Eintrittes in der Crista cerebellaris und der darunterliegenden Granularschicht des Lobus N. lateralis posterioris oder des medianen Kernes.

Ein Teil der Fasern strebt weiter nach vorne und tritt (lateral von der aufsteigenden VIII-Wurzel) in die Aurikel des Kleinhirns ein, verliert sich darin teilweise und zieht teilweise bis zu der Eminentia lateralis Cerebelli (einer Verdickung der Seitenwand des Kleinhirns, wo dasselbe in die Oblongata übergeht; s. Kapitel VII).

Daß die Lateralorgane Verbindungen mit den Kleinhirnohren haben scheint auch daraus hervorzugehen, daß unter den Plagiostomen letztere bei Tieren mit großen Lateralorganen mehr entwickelt sind als bei anderen, sogar körperlich größeren Tieren (vergl. Kap. VII).

Eine geringe Zahl von Wurzelfasern des Lateralis posterior verläuft abwärts, ebenfalls lateral von der absteigenden Vestibulariswurzel, und läßt sich weit kaudalwärts im Bulbus verfolgen.

Der *Lateralis anterior* (Fig. 170) hat, wie es bei Petromyzon bereits der Fall ist, zwei Wurzeln, eine obere und eine untere.

Ein auffallender Unterschied in Faserkaliber — wie dort — besteht, jedoch bei den Selachiern nicht, obschon die obere Wurzel in WEIGERT-präparaten etwas dunkler ist.

Die *untere Wurzel* des Lateralis anterior (R. v. N. l. a. Fig. 170) zieht in den oberen Abschnitt des *medianen Kernes* (hat also dieselbe Endigungsstelle wie die feinen Fasern des vordern Lateralnerven bei Petromyzon).

Der mediane Kern stellt also auch hier einen Korrelationskern der beiden Lateralnerven dar (vergl. Fig. 169 links: fibr. desc. lat. ant.).

Bei primitiveren Arten lassen diese Fasern sich gut unterscheiden von denjenigen des Vestibularis, bei Acanthias sind sie aber mehr zwischen diese gemischt (SCHEPMAN).

Ein kleiner Teil dieser Fasern dürfte durch die schmale Verbindungsbrücke zwischen Lobus posterior und anterior auch den letztern erreichen.

Die *obere Wurzel* des Lateralis anterior (R. d. N. l. a. Fig. 170) endet in den genannten aparten Lappen, den *Lobus Liniae lateralis anterior oder Dorsalkern* (L. L. A. Fig. 170), der bei den meisten Selachiern medial vom Lobus Liniae posterioris liegt, doch bei HEXANCHUS nach außen umgeklappt ist.

Ihre Fasern verlaufen darin sowohl vorwärts als rückwärts.

Die Endigung derselben findet wesentlich in der Masse des Dorsal-

kernes statt, vielleicht hauptsächlich in der Molekularschicht oder Crista, um die Dendriten der Purkinje-artigen Zellen, also eine Art von Kletterfasern darstellend.

Möglicherweise gehen von diesem oberen Aste des Lateralis anterior auch einige Fasern zum Kleinhirnaurikel.

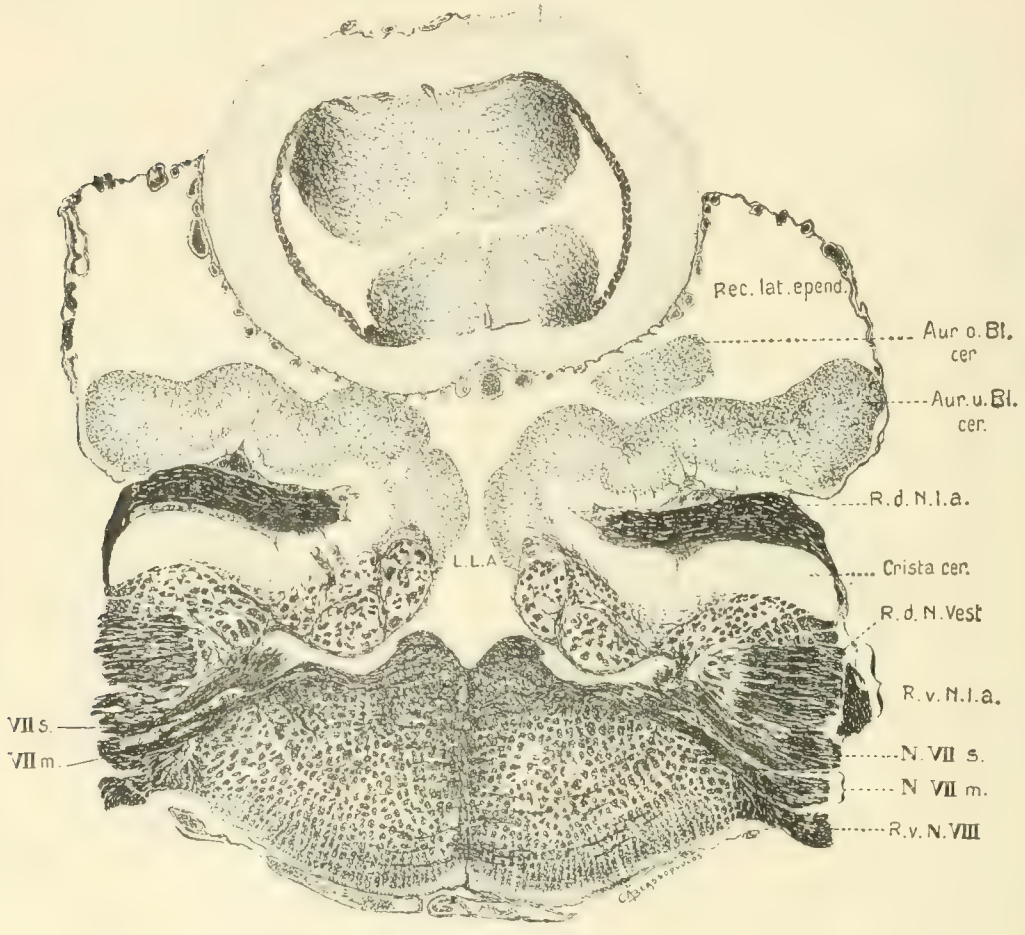


Fig. 170. Eintritt des Nervus Lateralis anterior und des N. vestibularis bei Scyllium Canicula, n. SCHEPMAN.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Verbindungen der Lateralnerven bei den Haien und Rochen viel deutlicher sind als bei den Zyklostomen.

Das *Labyrinth* der Plagiostomen ist den Zyklostomen gegenüber sehr vergrößert. Während Petromyzon nur zwei Bogengänge hat, die Canalis posterior und anterior, weisen die Selachier noch einen dritten Bogengang, Canalis externa, auf und zeigen dadurch bereits die üblichen *drei Bogen-*

gänge, welche auch weiterhin in der Vertebratenreihe das bleibende Besitztum bilden.

Außerdem hat der Saccus communis sich in einen Sacculus und Utriculus differenziert (Fig. 171).

Im Anschluß an den Sacculus entwickelt sich hier die *Lagena* (Fig. 171, p. lag.), noch wenig scharf davon abgegrenzt. Schließlich bildet auch die Macula, besser (BENJAMINS [1]) „Crista" neglecta einen Endapparat, welchen wir bei den Zyklostomen noch nicht vorfanden (nicht bezeichnet in Fig. 171).

Der *Octavus* der Selachier empfängt also seine Fasern aus einer viel größeren Zahl von Endstellen als bei den Zyklostomen.

Zentralwärts sammeln sich seine Fasern aber in zwei Wurzeln, welche wir auch weiterhin bei den Vertebraten vorfinden werden.

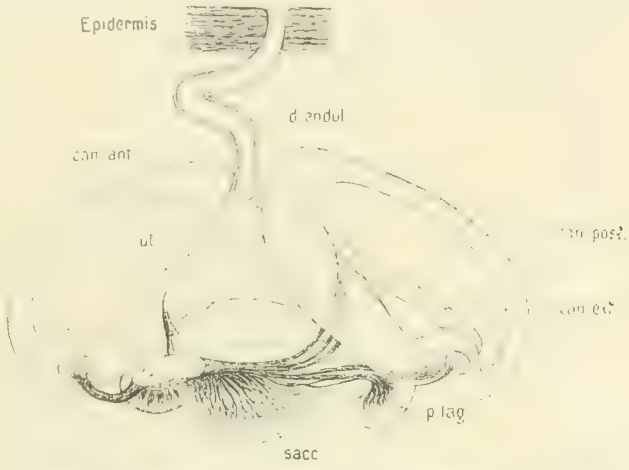


Fig. 171. Labyrinth von Acanthias vulgaris, n. RETZIUS.

Der vordere Ast, *Ramus anterior*, sammelt seine Fasern aus der Ampulla anterior, der Ampulla externa und dem Utriculus. Der hintere Ast, *Ramus posterior* (an den sich bei den höhern Vertebraten der N cochlearis anschließt) sammelt sich aus der Ampulla posterior, dem Sacculus, der Crista neglecta und der Papilla lagenae.

Zentral kann man den Ramus posterior als *dorsale* und den Ramus anterior als *ventrale* Wurzel unterscheiden (Fig. 172).

Die *dorsale Wurzel* (N. VIII dors. Fig. 172) endet teilweise in der Nähe ihrer Eintrittsebene um große Zellen, welche mit den großen Ursprungselementen der Fibrae arcuatae von Petromyzon, mit den Deiterszellen der höhern Vertebraten verglichen werden können.

Dieselben liegen lateral und laterodorsal von der deszendierenden V-Wurzel und senden ihre Axonen größtenteils kaudalwärts.

Die Fasern der *dorsalen* VIII-*Wurzel* steigen ab und auf. Die absteigenden und aufsteigenden Bündel sind einander dabei in Größe und Form

[1]) Dieser Autor hat darauf hingewiesen, daß die von RETZIUS endeckte und als Macula neglecta bezeichnete Endstelle keine Membrana tectoria und Otokonien führt und auch in Hinsicht auf ihren hervorragenderen Bau gehört sie zu der Kategorie der Cristae acusticae.

so ähnlich, daß man den Eindruck bekommt, daß es sich hier um Dichotomien handelt. Sie liegen in der Oblongata sehr nahe an der Ventrikel als ovale kompakte Bündel. Die absteigenden Fasern (VIII desc. Fig. 172) sind bis an die Übergangsstelle von Oblongata und Rückenmark zu verfolgen.

Die ähnlich gebauten frontalen Bündel verlaufen ebenfalls nahe der Ventrikelecke medial von den aufsteigenden Lateralisfasern (Fig. 172 Fibr. ad. lob. lat. ant.) und lassen sich bis an den Aurikel und die Eminentia lateralis Cerebelli verfolgen. In den Körper des Kleinhirns ziehen die Fasern nicht hinein.

Die *ventrale* oder vordere VIII-*Wurzel* (Fig. 172: VIII ventr.) liegt

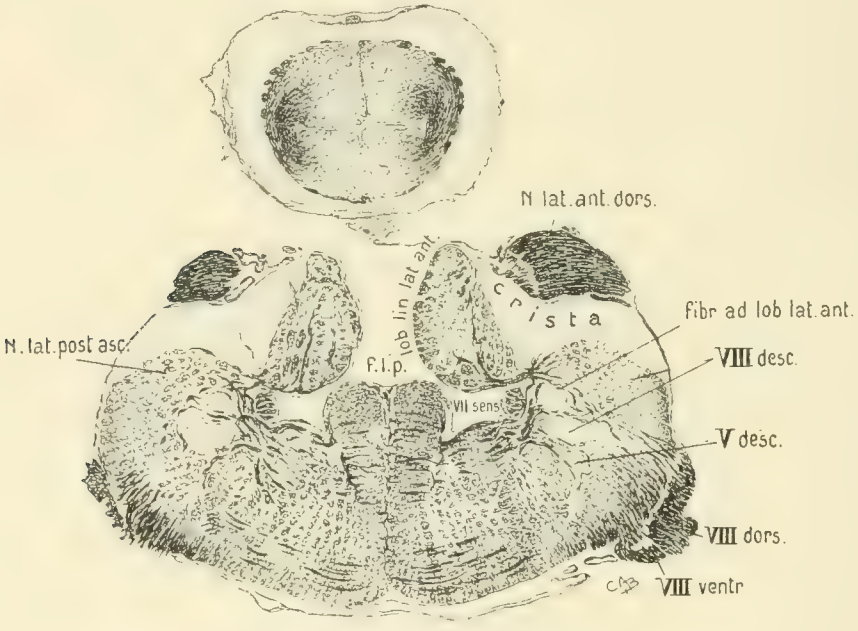


Fig. 172. Eintritt und Verlauf der Vestibularisfasern bei Acanthias vulgaris, n. SCHEPMAN.

direkt gegen die VII-Wurzel an, kommt dann medial von derselben und verläuft an der Basis der Oblongata, allmählich ein etwas dorsaleres Niveau einnehmend, nach hinten.

Etwa in der Mitte zwischen der Ebene des Eintrittes von VII und IX kreuzt ein Teil ihrer Fasern und verliert sich teilweise in dem ventralen Abschnitt des Bulbus. Teilweise dürften sie bis zu dem Rückenmarke zu verfolgen sein, wo sie sich in den ventrolateralen Teilen des Vorderhornes (von sekundären Bahnen begleitet?) aufsplittern (Tr. octavo-spinalis cruciatus: WALLENBERG).

Die Endkerne des N. Lateralis und Vestibularis sind kommissurell verbunden mittels Fasern, die im ventralen Tegmentum kreuzen.

Aus der ganzen Area statica entstehen außerdem reflektorische und koordinatorische Fasern, welche auf- und absteigend im hintern Längsbündel und darunter verlaufen und den *Tr. octavo-motorius* darstellen.

Sie verlaufen mit den zerebello-motorischen Fasern nahe an dem Ventrikel entlang als dorsale Bogenfasern zum prädorsalen Bündel, gekreuzt und ungekreuzt.

Die große Mehrheit dieser Fasern hat einen aboralen Verlauf. Nur wenige steigen zu den vorderen Augenmuskelkernen auf.

Die großen Zellen, denen sie entstammen, liegen in dem dorsolateralen Rand der Oblongata und sind vielleicht teilweise dem DEITERS-Kern zu vergleichen, obwohl sie noch nicht so kompakt zusammen liegen.

Außer diesen sekundären Neuronen, welche sehr reichlich sind, kann man bei den Selachiern noch zweierlei sekundäre Systeme aus den obern und mittlern octavo-lateralen Kernen degenerativ verfolgen.

Die einen gesellen sich den Koordinationsbahnen des zentralen Längsbündels bei und enden im Thalamus und in dem Hypothalamus (*Tr. octavo-thalamicus et hypothalamicus;* vergl. Kapitel VIII, Fig. 420 en 421).

Viel stärker ist das sog. *laterale Längsbundel* oder die *laterale Schleife,* welche als Fibrae arcuatae dorsales aus dem Gebiete der Area statica hervorgeht und frontalwärts ziehend, sich teilweise im Tectum (WALLENBERG) hauptsächlich unterhalb des Ventrikels des Mittelhirns in einer als *medialer Mittelhirn-Haubenkern (Nucl. tegmenti mesencephali medialis)* bezeichneten Zellmasse verliert, welche bei einigen Selachiern einen ventralen Ausläufer aufweist (Nucl. profundus mesencephali: Kap. VIII).

Ich will hier bereits erwähnen, daß die Zellmasse unter dem hintern Abschnitt des optischen Ventrikels, der mediale Mittelhirn-Haubenkern, das primitive Homologon des Torus semicircularis der Teleostier und des Corpus quadrigeminum posticum der Säuger ist.

Aus dieser Verbindung mit sensiblen Gebieten des Mittelhirnes, welche bei Petromyzon noch kaum nachweisbar ist, geht hervor, welche intimen Verknüpfungen zwischen dem Endgebiet des Lateralis und Vestibularis einerseits und den optischen Zentren andererseits bestehen: eine faseranatomische Korrelation, die offenbar eine Folge der simultanen Reizung von Retina und Labyrinth bei Lageveränderungen und Raumorientierungen des Körpers ist, eine Korrelation der Gravistatik und Photostatik.

In Verband hiermit ist zu betonen, daß die laterale Schleife, welche diese Verknüpfungen bildet, teilweise aus demjenigen Abschnitt des octavolateralen Gebietes entsteht, welches mit der dorsalen Wurzel des Vestibularis zu tun hat (die ventrale Wurzel übermittelt mehr direkte spinale und bulbäre Reflexe). Da die dorsale oder hintere Wurzel mit dem hintern Ast des Vestibularis korrespondiert, sind es also namentlich die Reize der Ampulla posterior, des Sacculus, der Crista neglecta und der Lagena, welche diese Korrelation mit dem Mittelhirn eingehen.

Übrigens ist wohl zu betonen, daß dieses Projektionsbündel zum Mittelhirn bei den Fischen zu einem nicht geringen, vielleicht dem größten Teil eine Projektion von Lateralisreizen ist, wie namentlich dadurch bewiesen wird, daß das Bündel eine enorme Hypertrophie bei Tieren aufweist, wo die N. N. laterales hypertrophieren.

Solche Hypertrophien kommen bei den Teleostiern vor, zu deren Beschreibung ich jetzt schreite.

Das Lateralis- und Octavussystem der Ganoïden und Teleostier.

Für die Beschreibung des Lateralis- und Octavussystems und ihrer zentralen Verbindungen bei den *Teleostiern* wähle ich als Beispiel die *Siluroiden*, wo namentlich das Lateralissystem eine sehr starke Entwicklung zu verzeichnen hat und ausführlich von Berkelbach van der Sprenkel bei Silurus glanis untersucht wurde.

Im Anschluß daran werde ich einiges über das Verhalten bei Mormyrus erwähnen, wo es zu einer exzessiven Ausbildung dieses Apparates kommt (Stendell, Berkelbach) ebenso wie bei einigen Tiefseefischen, wo namentlich die Kopforgane eine ganz auffallende Ausbildung erlangen.

Der *N. lateralis posterior* (Fig. 173) tritt bei diesen Tieren, wie üblich, nur mit einem Wurzelbündel in die Oblongata ein. Der *Lateralis anterior* (Fig. 175), hat aber — wie auch bei den Selachiern — zwei Wurzelbündel, ein ventrales und ein dorsales, welche jedoch nahe aneinander schließen und bei ihrem Austritt manchmal mit dem sensiblen Facialis und peripher mit dem Trigeminus verlaufen, wovon sie fast nur durch ihr Faserkaliber unterschieden werden können.

Der Bau der zentralen Kerne der Area statica ist durch die komprimiertere Form des Teleostierhirns weniger deutlich gegliedert als bei den Selachiern.

Doch läßt sich auch hier die dort erwähnte prinzipielle Einteilung erkennen in einen *dorsalen Kern* oder *Lobus liniae lateralis anterioris* (Fig. 175), einen *medianen Kern*, welcher auch hier Fasern der beiden Lateralnerven aufnimmt, aber doch hauptsächlich zur Aufnahme des Lateralis posterior dient und daher als *Lobus Nerv. lateralis posterioris* bezeichnet ist (Fig. 173), und den darunter liegenden *ventralen Kern* oder besser gesagt das ventrale Areal, welches überwiegend vestibuläre Fasern aufnimmt.

Die beiden erstgenannten Kerne sind auch hier mit einer Crista cerebellaris bedeckt, welche gerade bei den Siluroiden sehr groß ist (Fig. 173).

Man kann in dieser Crista, wie bei Selachiern (Fig. 170), zwei Abschnitte unterscheiden, von denen jeder mit einem der genannten dorsalen und medialen Kerne korrespondiert.

Von diesen beiden Abschnitten dehnt sich bei einigen Siluroïden (Silurus glanis) die Crista des Lobus anterior weiter kaudalwärts als diejenige

des Lobus posterior. Bei anderen (Arius: Fig. 173) ist es umgekehrt.

Frontal nimmt aber die Crista des Lobus posterior viel mehr an Umfang zu als diejenige des Lobus anterior und verschmilzt sie eher mit der Molecularis des Zerebellums als die Crista des Lobus anterior, welche noch eine kurze Strecke unter dem Zerebellum durch verläuft, dann (bei Siluris

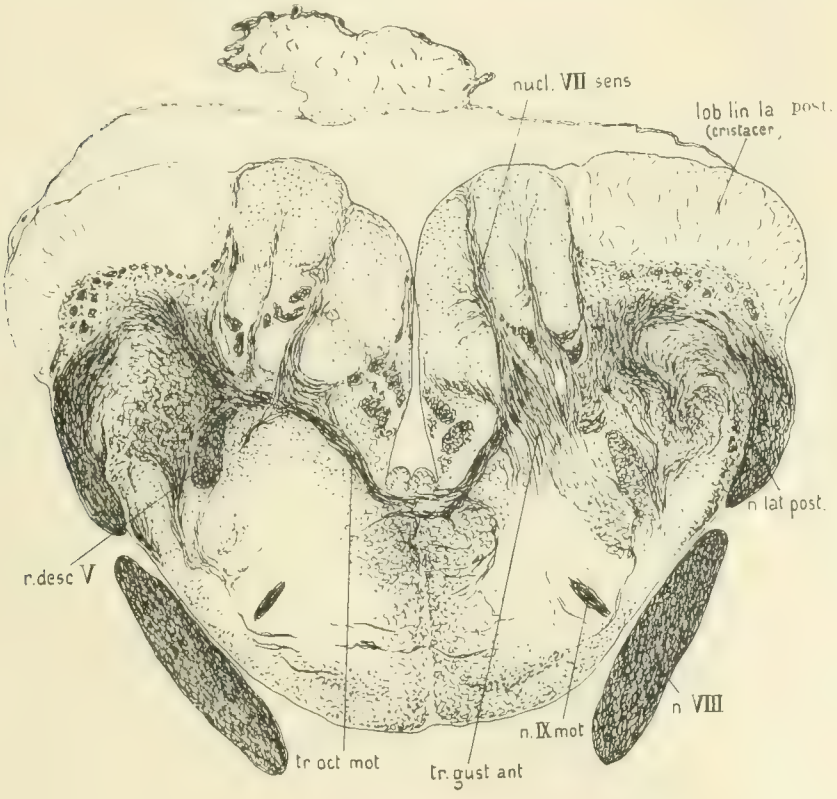


Fig. 173. Eintritt der N. lateralis posterior in den Lobus liniae lateralis posterior (Nucleus medianus) mit Crista cerebellaris eines Siluroiden (Arius) n. VAN DER HORST.

glanis) mit dem kontralateralen Lobus verschmilzt und erst darnach eine Verbindung mit dem Zerebellum eingeht.

Frontalwärts nimmt auch die Körnerschicht des Lobus posterior stark an Umfang zu und bildet die *Massa granularis* (FRANZ), welche teilweise dem Aurikel der Selachier entspricht, aber in Verband mit dem komprimierteren Charakter des Teleostierhirns hier ihren spaltförmigen Hohlraum verloren hat und massiv geworden ist (vergleich hierzu das Kapitel Kleinhirn, Fig. 356).

Die Fasern des *N. lateralis posterior*, die auf dem Niveau des IX eintreten, verlaufen an der dorsolateralen Peripherie frontalwärts (Fig. 173

Lat. post.). Nur ein kleiner Teil derselben verläuft kaudal, neben den absteigenden Fasern des Vestibularis, bis zum Anfang des Rückenmarkes. Sie sollen Bifurkationen eines Teiles der frontal verlaufenden Fasern sein (TELLO).

Die frontalen Fasern- weitaus die Mehrzahl-enden hauptsächlich dort, wo der Lobus posterior seinen größeren Umfang erreicht hat und scheinen sich sowohl in der Crista als in der Granularis aufzusplittern, was namentlich bei Mormyrus, wo dieser Nerv und dessen Endgebiete einen enormen Umfang erreichen (Fig. 174) sehr deutlich ist.

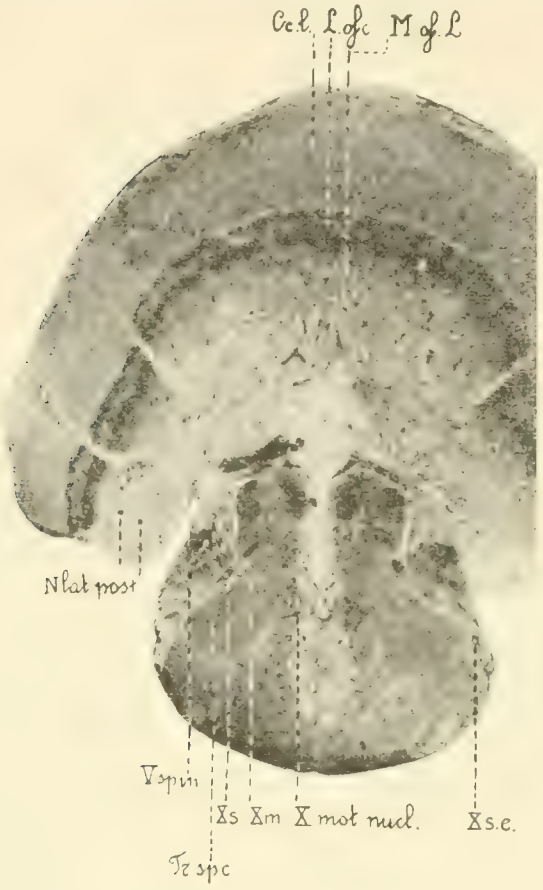


Fig. 174. Exzessive Entwicklung und gegenseitige Verschmelzung des Lobus lateralis posterior. (Endgebiet des N. lat. post.) bei Mormyrus Cashive, n. BERKELBACH v. D. SPRENKEL.

Cr. l. = Crista lobi lat. posterioris; *L. of C.* = Zellschicht des Lob. lat. post.; *M. of L.* = Markschicht des Lob. lat. post.; *Tr. Sp. c.* = Tractus Spino-cerebellaris.

Sie werden — dies ist bei Silurus sehr deutlich — darin von Fasern des Lateralis anterior (und Vestibularis) begleitet, sodaß der mediane Kern hier sowie bei den Plagiostomen nicht ausschließlich dem hintern Seitennerven gehört.

Ein Teil der Lateralis posterior-Fasern erreicht das Zerebellum, oder wenigstens denjenigen Abschnitt desselben, der dem Aurikel entspricht.

Die Zusammensetzung des *Nerv. lateralis anterior* und dessen Verlauf sind komplizierter. Ihre zwei Wurzelbündel sind nicht so leicht trennbar als bei Selachiern (die Unterscheidung in dicke und feinere Fasern entspricht keinen bestimmten Wurzeln).

Die frontalsten Lateralisfasern sind ziemlich fein und steigen — wie auch von TELLO beim Karpfen beschrieben wurde — zum Kleinhirn empor, wo sie vielleicht teilweise in der Decussatio Veli kreuzen. Die übrigen, hiervon etwas getrennten Fasern dringen in den Lobus lateralis anterior selber ein.

Einige dieser Fasern kreuzen die Raphe und enden in der kontralateralen Crista.

Das ventrale Wurzelbündel des Lateralis anterior enthält bei den Siluroiden auffallend dicke Fasern, die kaudalwärts laufen und in oder nahe dem Nucl. tangentialis (s. u.) und den MAUTHNERschen Zellen enden.

Obschon ein Teil dieser dicken Fasern auch den Lobus lateralis posterior erreicht, begleitet die Mehrzahl derselben das Vestibularissystem, dadurch den intimen Zusammenhang zwischen diesen beiden Apparaten demonstrierend.

Aus welchen Kopfseiten-Organen gerade die großkalibrigen Lateralis anterior-Fasern stammen, ist mir nicht bekannt. Ihre Dicke und ihre direkte Verbindung mit dem motorischen Tegmentum des Bulbus weist auf ihre direkte reflektorische Natur hin.

Das *Labyrinth* der Teleostier unterscheidet sich von demjenigen der Selachier dadurch, daß der Ductus endolymphaticus, welcher bei den Selachiern noch eine offene Kommunikation mit der Außenwelt hat, hier, von der Meninx bedeckt, blind endet. Außerdem ist bei manchen Teleostiern [1]) (Siluroiden und Zyprinoiden) die Lagena erheblich mehr differenziert als bei den Selachiern.

Der N. octavus der Teleostier ist uns namentlich durch die Untersuchungen von RETZIUS, CAJAL und TELLO bekannt.

Die sieben vestibularen Perzeptionsstellen: die drei Cristae der Ampullen, der Utriculus, der Sacculus, die Macula, besser „Crista" [2]) neglecta (welche bei den Plattfischen und noch einigen anderen, wie Raniceps, Gobius, Lophius, Zeus, Callionymus, Gadus, fehlt; RETZIUS) und die Papilla Lagenae enthalten, wie wir bereits durch die Untersuchungen von RETZIUS wissen, Vestibularisfasern von verschiedenem Kaliber.

Die Fasern der drei Ampullen sind teilweise sehr grob, teilweise fein, die der Crista neglecta sind sehr grob, diejenigen des Utriculus und Sacculus sind mittlern Kalibers, und die der Papilla Lagenae sind sehr fein und wenig zahlreich.

Die Art, wie die Fasern auf die beiden Vestibulariswurzeln verteilt sind, ist so, daß die *ventrale Vestibulariswurzel*, welche dem Ramus anterior vestibularis entspricht, die groben und feinen Fasern der Ampulla anterior und externa und die (mittelkalibrigen) Fasern des Utriculus führt.

Die *dorsale Vestibulariswurzel*, welche dem Ramus posterior VIII entspricht, führt die groben und feinen Fasern der Ampulla posterior und der Macula, besser „Crista" neglecta, die (mittelkalibrigen) Fasern des Sacculus und die feinen Fasern der Lagena [3]).

[1]) Eine selten vorkommende Eigentümlichkeit weist des Labyrinth von Cynoscion regalis auf, wo Sacculus und Utriculus nicht miteinander verbunden sind (PARKER).

[2]) Siehe Seite 379.

[3]) Nur bei einigen Teleostiern (Salmo salar, Clupea harengus und Anguilla) gibt auch der R. anterior einen Ast an den Sacculus ab (RETZIUS).

Während also jede Wurzel Fasern verschiedenen Kalibers führt, trennen sich in der Oblongata die groben Fasern von den feinen und mittleren und haben alle ihre besondere Endigung.

Die sehr groben Fasern aus den drei Ampullen und der Crista neglecta enden ziemlich rasch nach ihrem Eintritt in die Oblongata in den bereits erwähnten *tangentialen Kern* (Tello), in den (bei Silurus) auch die groben Fasern des Lateralis anterior eintreten.

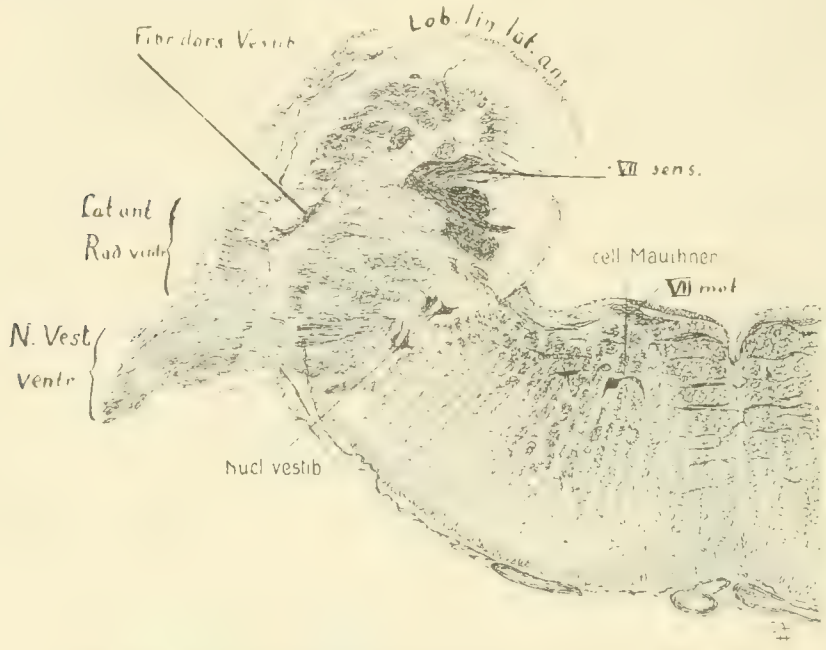


Fig. 175. Eintritt der Vestibulariswurzel in die Oblongata von Amia Calva, n. Scheiman.

Die Art, wie sich die Vestibularisfasern den Zellen des Tangentialkernes anlegen, ist sehr typisch und stimmt mit demselben Verhalten bei dem Spindelzellkern (Nu. octavo-motorius anterior: Fig. 168) der Zyklostomen und dem Tangentialkern der Reptilien und Vögel überein, indem sie durch eine löffelartige Verbreiterung des Endastes erfolgt.

Bei einigen Fischen kann man in dem Tangentialkern zwei Abschnitte unterscheiden: einen vordern, mehr ventral unterhalb des sog. Deiterskernes dieser Tiere gelegenen Abschnitt, und einen hinteren dorsaleren Abschnitt, welcher sich kaudal an den Deiterskern anschließt (Tello).

Die mittelkalibrigen Fasern des Utriculus enden um den etwas mehr dorsal liegenden Deiterskern. (Nucl. vest. Fig. 175).

Diejenigen des Sacculus enden teilweise an retikulären Zellen (s. u.). Ein Teil der Sacculusfasern bildet aber mit feineren Elementen der Ampullen und der Lagena auf- und absteigende Wurzelbündel in dem dorsalen Abschnitt der Oblongata. Das aufsteigende Bündel endet in dem

oberen Grau und in dessen Crista. Es ist von Endästen der N. N. laterales begleitet und gibt auch Fasern an das Kleinhirn ab, sowohl gekreuzte als ungekreuzte.

Das absteigende Bündel verläuft mit dem letztgenannten erst zwischen den absteigenden V- und VII-Wurzeln und schließt sich dann den absteigenden Elementen der Lateralnerven an.

Überblickt man dieses Verhalten, so zeigt sich, daß die groben Fasern, welche durch ihr Kaliber bereits den Eindruck reflektorischer Elemente machen (also die groben Ampullenfasern und die groben Neglectafasern) direkt dem *tangentialen Kern* zuströmen in dem — bei Siluroiden — auch die groben Elemente des N. lateralis anterior enden (s. S. 385).

Ihre Reize werden von hier aus durch sekundäre Bahnen [1]) reflektorisch verwertet, hauptsächlich kontrolateral.

Ähnliches gilt für die dicken Utriculus- und Sacculusfasern, deren Reize aber von den etwas mehr dorsal liegenden Deiterszellen und retikulären Zellen hauptsächlich homolateral in absteigendem Sinne verwertet werden.

Die anderen Fasern dagegen (ein Teil der Ampullen und der Sacculusfasern und alle Lagenafasern) bilden auf- und absteigende Fasern in dem *dorsalen Abschnitt* der Area statica (Fig. 175 Fibr. dors. Vestib.) wo sie, in dessen innerm Grau, wie in dessen Crista, enden. Ihre Reize werden nicht sofort, wenigstens nicht nur zu motorischen Zentren, übertragen, sondern werden, wie wir gleich sehen werden, mittels des Fasciculus longitudinalis lateralis (laterale Schleife) auf das Mittelhirn projiziert.

Zusammenfassend finden wir also, daß die Funktionstrennung, welche im zentralen Nervensystem durch die verschiedenen Endigungszentren und deren verschiedene Verbindungen besteht, bereits in der Peripherie durch das verschiedene Kaliber der Fasern angedeutet ist, und daß man darin bereits die mehr direkt reflektorischen Elemente durch ihre besondere Größe unterscheiden kann.

Wichtig ist es dabei, zu bemerken, daß alle Lagenafasern zu der Kategorie der feinen, nicht direkt reflektorischen Elemente gehören und in den dorsalen Abschnitt der Oblongata treten (s. die Betrachtung am Schluß).

Die Zellen, welche im Dienste der direkten motorischen Reizübertragung stehen, sind teilweise den Müllerschen Zellen der Zyklostomen verwandt und bilden einen Teil der retikulären Zellen des Bulbus, des sog. Nucleus motorius reticularis [2]), d. h. jener meistens großen Zellen, welche ursprünglich mehr in der Nähe der motorischen Zellen des Bulbus angelegt, sekundär, neurobiotaktisch, ein intimeres Verhalten zu den

[1]) Diese sekundären absteigenden Bahnen werden auch noch von einzelnen primären Neuronen begleitet (Wallenberg).

[2]) Der Name Nucl. motorius tegmenti (Edinger) ist nicht so gut, weil man ursprünglich unter Tegmentum (= Haube oder Kappe) einen dorsalen Teil versteht, welcher der Flügelplatte entspricht und weil es sich hier um Bestandteile der Basalplatte handelt. Besser ist Nucl. motorius reticularis.

primär-sensorischen Kernen erhalten (Bartelmez), und eine diesen Kernen entsprechende Differenzierung aufweisen (Kap. VI).

Diese neurobiotaktische Annäherung an die sensorischen Systeme schließt eine vermehrte Adaptierung für schnelle Reflexe zwischen jenen sensorischen Zentren und den Zentren der somatischen Muskulatur in sich.

Es ist nicht befremdend, daß gerade eine große Zahl dieser Zellen sich in dem Gebiet des Vestibulariseintrittes anhäuft, wo so wichtige und oft, ich möchte fast sagen: stets in Reizung sich befindende sensorische Fasern, die des Gleichgewichtes, enden.

Diese Zellen sind teilweise den Müllerschen oder großzelligen Elementen des Lobus staticus bei den Zyklostomen zu homologisieren.

Teilweise auch entstammen sie erst bei den höheren Fischen zu dieser Ausbildung aktivierten Neuroblasten.

Einige dieser Zellen finden sich in der Nähe der Raphe, wo sie unter mehr Kollateralen der vestibulo-lateralen Dekussation empfangen.

Unter diesen retikulären Elementen ist bei den Teleostiern eine Zelle sehr weit gegangen in ihrer Differenzierung, nämlich die Mauthnersche Zelle, welche durch ihre Größe bereits sehr lange die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gezogen hat, und in letzter Zeit namentlich durch die Untersuchungen von Beccari, Bartelmez und Kiyoyasu Mariu besser bekannt geworden ist. Es lohnt sich hier, etwas Näheres davon mitzuteilen (vergl. auch S. 31).

Der Zellleib und die Dendriten dieser Zelle sind enorm.

Mittels eines lateralen Dendriten [1]) und der sogenannten Axonkappe (Ax. cp. Fig. 176 B) steht sie in Verbindung mit gleichseitigen Vestibulariswurzelfasern (namentlich des Sacculus, Beccari; Fig. 176 A und B).

Auch senden gekreuzte Vestibularisfasern Kollateralen in diese Kappe und in das Netzwerk von Telodendrien, welches die Zelle umspinnt.

Außer diesen direkten Vestibularisverbindungen hat die Zelle eine Menge sekundärer Octavo-Lateralis-Verbindungen, indem äußere und innere Bogenfasern des ventralen und dorsalen Kernes, gekreuzt und ungekreuzt Axonen und Kollateralen in das Netzwerk oder in die Axonkappe senden, welche auch Fasern des Tractus cerebello-motorius (Tr. cerebello-tegmentalis) enthält, und solche aus dem vordern sensiblen Trigeminuskern, dem Mesenzephalon und sogar aus dem Tectum opticum erhält.

Die zerebello-motorischen Neuronen, sowie diejenigen aus dem Nucleus princeps Trigemini (frontaler sensibler Trigeminuskern) enden hauptsächlich um einen speziellen Dendriten, den obern ventralen Dendriten [2]), während die ventralen Octavuskerne und die gekreuzten und ungekreuzten tekto-

[1]) Es sind namentlich Sacculusfasern, welche dort enden (Beccari).

[2]) Das hier beschriebene Verhalten gilt für Ameiurus. Bei den meisten Teleostiern kommt nur *ein* ventraler Dendrit vor (siehe Fig. 176 B), welcher den Verlauf des obern ventralen Dendriten von Ameiurus hat.

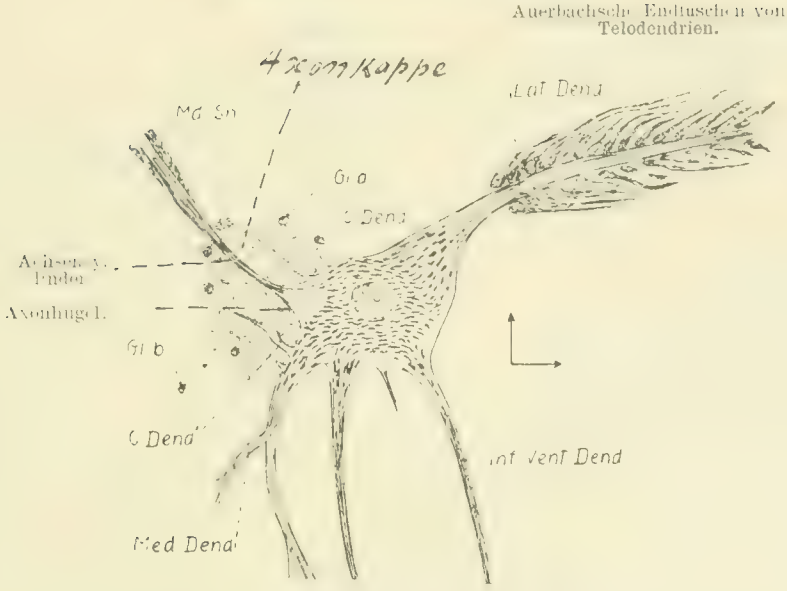


Fig. 176 A. Mauthnersche Zelle eines Knochenfisches n. BARTELMEZ. Man beachte die Axonkappe, welche den Axonhügel umgibt und die AUERBACHschen Endfüsschen des N. vestibularis auf den lateralen Dendriten. *Md. Sh.* = Markscheide des Achsenzylinders; *Gl.* = Gliazellen; *C. Dend.* = kleine dendritische Ausläufer, welche in die Axonkappe hineinragen.

Fig. 176 B. Mauthnersche Zelle eines jungen Lachses, n. BARTELMEZ.

F. L. M. = Fasciculus longitudinalis medialis = centralis; *Ax.* = Axon; *Ax. Cp.* = Axonkappe; *Nucl. D.* = DEITERS-kern.

bulbären Fasern mit dem unteren ventralen Dendriten der Zelle in Verbindung treten.

Die Mauthnersche *Zelle ist also ein deutliches Beispiel eines gemeinschaftlichen Endweges verschiedener Reize (final common path* Sherringtons), und *ihre Verbindungen beweisen die wichtige Funktion dieser Zelle für die Erhaltung des Gleichgewichtes und, weil das Axon bis in das Schwanzsegment des Rückenmarkes zu verfolgen ist, insbesondere für die Rolle, welche der Schwanz dabei spielt.*

Mit Hinsicht darauf ist es interessant, daß namentlich Fische mit einer starken Schwanzmuskulatur diesen Mauthnerschen Apparat am deutlichsten zeigen, z.B. der Lachs (Fig. 176 B: vergl. auch S. 395).

Ähnliche Verbindungen mit dem Vestibularapparat, wie der untere ventrale Dendrit der Mauthnerschen Zelle, haben auch die anderen, hinter diesem Areal gelegenen retikulären Zellen (Nucleus motorius reticularis, Pars postmauthneriana von Bartelmez).

Außerdem kommen aus dem oberen Abschnitt der Oblongata reflektorische Fasern hervor, welche wie die *octavomotorischen Bahnen* der Selachier verlaufen und, durch zerebellomotorische Fasern verstärkt, auf dem Wege des zentralen Längsbündels und der ventrolateralen Stränge gekreuzt und ungekreuzt auf- und abwärts ziehen.

Die aufsteigenden Fasern ziehen zu den vordern Augenmuskelkernen (Nucl. III und IV), die absteigenden zu dem Abducenskern und zu der Region der spinalen Nervenkerne.

Was die sonstigen sekundären Verbindungen der Octavo-lateralis-Kerne anbelangt, muß zunächst erwähnt werden, daß die dorsalen Areale der beiden Seiten — wie bei den Selachiern — durch *kommissurelle Fasern* verbunden sind.

Während die Octavo-Lateralis-Kommissur bei den Selachiern aber ventral verläuft, wird sie bei den Teleostiern von dorsalen Bogenfasern dargestellt (Cyprinus), welche direkt unterhalb des Fasciculus longitudinalis centralis kreuzen, ja, bei den Gadiden sogar durch eine Kommissurplatte, welche oberhalb des vierten Ventrikels die Lobi der beiden Seiten verbindet.

Bisweilen kann man zwei solche Kommissurbündel unterscheiden.

Das mächtigste aufsteigende Korrelationsbündel des gesamten Octavo-Lateralis-Systemes bildet indessen auch hier wieder der *Fasciculus longitudinalis lateralis* oder der *laterale Lemniscus* (laterale Schleife), welcher bei Teleostiern aus dem *dorsalen* und *medianen* Kern der Area statica entsteht, direkt unterhalb des Fasc. long. centr. kreuzt und zum Torus semicircularis des Mittelhirnes, dem Homologon des Nucl. tegmentalis medialis der Selachier. zieht.

Direkte Verbindungen mit dem Tectum opticum, wie wir dort noch fanden, scheinen hier nicht mehr vorzukommen (Wallenberg; Kap. VIII).

Auch zum Zwischenhirn, Thalamus und Hypothalamus lassen sich vereinzelte sekundäre Neuronen des Octavo-Lateralis-Gebietes verfolgen (Wallenberg).

Da die Projektionsbahn dieses Gebietes hauptsächlich dem dorsalen und medianen Kern des Lobus staticus entstammt und diese Kerne an erster Stelle (neben dorsalen Vestibularisfasern) Lateralisfasern empfangen (Lob. nerv. lat. ant. und Lob. nerv. lat. post.), kann es uns nicht wundern, daß dieser laterale Lemniscus bei einer Hypertrophie der N.N. laterales hypertrophiert, wie die ganz auffallend ist bei Mormyrus (STENDELL, BERKELBACH).

Dort wachsen diese Kerne zu einer enormen Größe an; der mediane Kern oder Lobus lateralis posterior, erreicht dort einen solchen Umfang, daß eine bilaterale Verschmelzung in der Form einer großen Kappe stattfindet, welche den kleinern Lobus n. lateralis ant., der auch eine bilaterale Verschmelzung aufweist, nach oben und hinten gänzlich umschließt (siehe Fig. 174).

Obschon nun der Vestibularapparat dieser Tiere relativ klein ist, ist doch die obengenannte Projektionsbahn zum Mittelhirn: der Lemniscus lateralis (Lem. l. Fig. 177) und ihr Kern im Torus semicircularis sehr vergrößert und weist auch die tertiär mit diesem Kern verbundene Valvula Cerebelli eine riesige Hypertrophie auf. Tatsächlich beruht die enorme Valvulabildung bei diesem Tiere auf den dem Kleinhirn mittels des Lemniscus lateralis und des Torus semicircularis zugeführten Reizen der vergrößerten Lateralnerven.

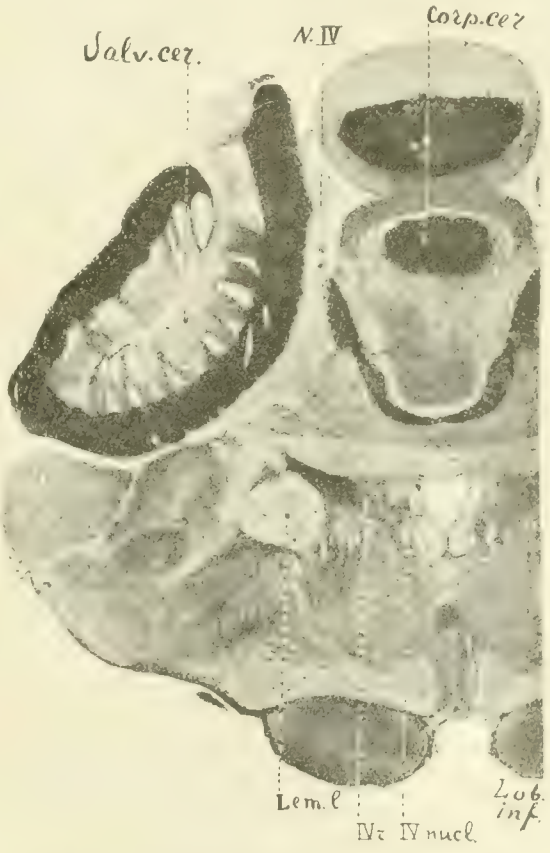


Fig. 177. Querschnitt durch die Mittelhirn-Oblongata Grenze von Mormyrus Cashive; van GIESON-Präparat.

Man beachte die starke Entwicklung der lateralen Schleife (*Lem. l.*).

Lob inf. = lobus inferior hypothalami.

Valv. cer, *Corp. cer.* = Valvula und Corpus Cerebelli, n. BERKELBACH VAN DER SPRENKEL.

Ich möchte schließlich mit wenigen Worten die Frage berühren, *ob die Fische hören*, ob also ein Teil der hier beschriebenen Fasern auch der Hörleitung dient.

Diese Frage ist eine viel umstrittene. Sie scheint mir aber dadurch gelöst zu sein, daß Piper nachweisen konnte, daß der N. octavus eines Herings eine negative Schwankung aufweist, wenn in der direkten Nähe des Wassers, in welchem sich das Experimenttier befindet, Violinsaiten in Schwingung gebracht werden.

Außerdem hat Parker nachgewiesen, daß jedenfalls gewisse Fische reflektorisch auf diejenigen Schwingungen des Wassers reagieren, welche von einer Stimmgabel von 128 Vibrationen [1]) per Sekunde verursacht werden. Der dadurch ausgelöste Reflex bestand aus einem plötzlichen kleinen Sprung mittels Schwanz und Pektoralflosse.

Durch Durchschneidung der N. N. laterales wurde der Reflex nicht beeinträchtigt. Hierdurch wird also bewiesen, daß es der N. VIII, nicht der Lateralis ist, welcher diese Gehörschwingungen perzipiert. Diese Autoren haben nicht ermittelt, welche Fasern des N. VIII diese Perzeption leiten oder ob alle dazu imstande sind.

Wir wissen jedoch, daß die Schwanzmuskulatur stark von der Mauthnerschen Zelle beeinflußt wird und daß deren lateraler Dendrit mit Sacculusfasern in intimer Verbindung steht (Beccari). Es ist also nicht unmöglich, daß dieser primitive Hörreflex von dem Sacculus übermittelt wird (Bartelmez). Dies ist um so wahrscheinlicher, weil viele Physiologen (namentlich Hensen) eine Empfindlichkeit des Sacculus (auch bei den Säugern) für Geräusche annehmen.

Außerdem wissen wir, daß die Papilla Lagenae sich aus der Macula Sacculi differenziert. Da aber die Papilla basilaris Cochleae der höhern Vertebraten (Amphibien), wie wir gleich sehen werden, sich wieder aus der Papilla Lagenae, oder besser in Anschluß daran entwickelt, ist es wohl wahrscheinlich, daß auch die dorsal endenden Lagenafasern der Fische auch zu dieser Perzeption beitragen.

Die Endorgane des Lateralissystems perzipieren nach den Experimenten Parkers, Hofers' und Steinmanns periodische Druckänderungen des Wassers, welche entstehen beim Hin- und Herschleudern des Schwanzes während des Schwimmens oder durch Anprall des Wassers gegen harte Gegenstände. Die Art der dadurch verursachten Schwingungen ist — wie diejenige des Gehörs — auch longitudinal — sinussoïder Natur. Die Periode soll aber nur ungefähr 6 per Sekunde sein. Das primitive Hören ist also nicht daran gebunden, umsoweniger, als erst bei Amphibien, wo (bei den Anuren) das Lateralorgan verschwindet und in Anschluß an die Lagena die Papilla basilaris Cochleae sich entwickelt, das Hören als ein ausgesprochener, sei es auch (Edinger) wenig entwickelter Sinn auftritt.

Das Lateralis- und Octavussystem der Amphibien.

Das Lateralis- und Octâvussystem der Amphibien ist verschieden ent-

[1]) Dies übersteigt schon die untere Grenze der Gehörschwingungsfrequenz.

wickelt, je nachdem man die geschwänzten oder ungeschwänzten Repräsentanten dieser Ordnung untersucht.

Dies gilt sowohl für die peripheren als für die zentralen Verhältnisse, über die wir bezüglich der geschwänzten Amphibien durch STRONG, KINGSBURY, BECCARI, HERRICK, RÖTHIG, SCHEPMAN, betreffs der schwanzlosen Formen durch GORDON HOLMES, GAUPP, DEGANELLO, HAMMER und RÖTHIG orientiert sind.

Beide Ordnungen [1]) sind während des Larvallebens mit Lateralnerven ausgestattet. Während aber die Anuren sie bei der Metamorphose verlieren, haben die Urodelen sie auch später noch. Sie funktionieren jedoch nur, solange diese Tiere im Wasser leben. Jedesmal nach der Laichzeit gehen die Tiere aufs Trockene, die Organe senken sich dann in die Tiefe, um erst nächstes Jahr wieder an die Oberfläche zu kommen. — Dies wiederholt sich periodisch.

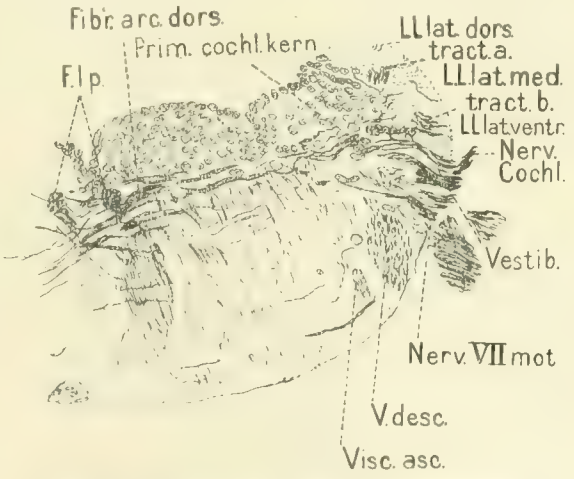


Fig. 178. Verlauf der Lateraliswurzelfasern unter der Crista cerebellaris Oblongatae bei Molge cristata, auf dem Niveau des Eintritts der Fasern der Lagena und der Papilla basilaris. Tract. *a* und *b* (KINGSBURY) scheinen Assoziationsfasern zu sein. n. SCHEPMAN (verg. Fig. 180).

Bei diesen Tieren findet man denn auch noch eine Ausdehnung der Crista cerebellaris auf der Oblongata (Fig. 178) welche beim Schwund der Lateralnerven (Fig. 180) verloren geht.

Da ich beabsichtige, hier namentlich die zentralen Verhältnisse zu skizzieren, wie sie beim Frosche vorliegen, werde ich hier nicht weiter auf die Verbindungen der Lateralnerven bei den urodelen Amphibien eingehen, welche ja auch in viel klassischerer Weise bei den Fischen vorkommen. Man lese hierüber namentlich den interessanten Artikel von KINGSBURYS und C. J. HERRICKS und die Arbeit SCHEPMANS, der ich beigehende Figur 178 entnehme.

Das überwiegende Interesse des Amphibiengehirnes liegt für unser Problem in der weitern Ausbildung des N. octavus, sowohl in dessen peripherem als in seinem zentralen Verhalten.

Auch was den *Nervus Octavus* anbelangt, liegen Unterschiede in dem peripheren Verhalten bei dem genannten Ordnungen vor.

[1]) Auch bei extinkten Formen von Amphibien sind Lateralorgane in starker Entwicklung nachgewiesen (MOODIE).

Bei beiden Amphibienarten teilt sich der Octavus in zwei Äste, einen Ramus posterior und einen Ramus anterior, und bei beiden versieht der Ramus anterior die Ampulla externa, Ampulla anterior und den Utriculus mit Fasern, während der Ramus posterior die Ampulla posterior die Crista neglecta, Papilla Lagenae und Papilla basilaris Cochleae versieht.

Was die Nervenverbindung des Sacculus anbelangt, zeigt sich aber ein Unterschied in dem Sinne, daß die geschwänzten Amphibien (welche auch in andern Eigentümlichkeiten des Zentralnervensystemes sich stark den Selachiern nähern) eine Nervenverästelung haben (RETZIUS), die mit derjenigen der Plagiostomen übereinstimmt, wo die Sacculusfasern von dem Ramus posterior herstammen, während die Sacculusfasern bei den ungeschwänzten (froschartigen) Amphibien in dem Ramus anterior verlaufen [1]).

In dem *Labyrinth* der Amphibien entwickelt sich zuerst im Anschluß an die Lagena der Anfang einer *Cochlea*, die *Pars basilaris Cochleae*, welche ihre Nervenfasern auch aus dem Ramulus Lagenae erhält, also bei allen Tieren aus dem hintersten Ast des N. Octavus.

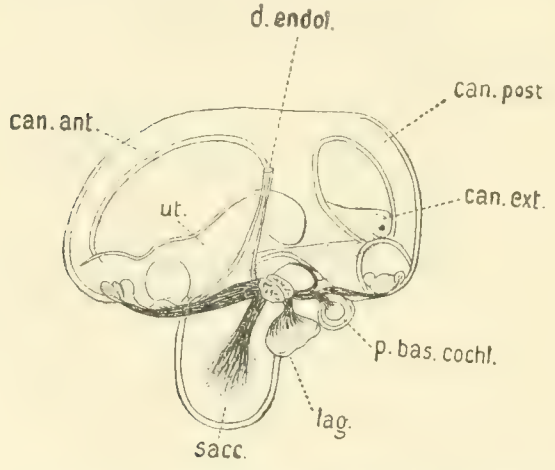


Fig. 179. Labyrinth des Frosches n. RETZIUS.
(Man beachte die Anwesenheit eines Pars basilaris Cochleae im Gegensatz zu dem Verhalten bei Acanthias: Fig. 172 A.

Diese Cochlea-Anlage ist anfänglich noch sehr klein und fehlt sogar bei einigen geschwänzten Amphibien (Proteus, Menobranchus, Amphiuma).

Im allgemeinen ist sie bei den ungeschwänzten Amphibien (Fig. 179) größer als bei den geschwänzten und man dürfte also sagen, daß dort, unter den Amphibien, die akustische Funktion am meisten entwickelt ist [2]).

Immerhin müssen wir wohl daran denken, daß die Zahl der Fasern, welche aus der Papilla basilaris Cochleae kommen, auch bei den Froschartigen, nur einen ganz kleinen Teil der Hinterwurzel darstellen, und daß die Mehrheit der Fasern den andern Endstellen des R. posterior dieser Tiere, nämlich der Ampulla posterior, der Crista neglecta

[1]) Nur ein Tier, Amphiuma, nimmt eine Mittelstellung ein, weil dort der Sacculus sowohl Fasern von dem R. anterior als von dem R. posterior empfängt (RETZIUS).

[2]) Eine andere Besonderheit des Labyrinthes dieser Tiere, welche man namentlich beim Frosch findet, ist die außerordentliche Ausdehnung des Ductus endolymphaticus in dem Vertebralkanal, welchen ich in dem Kapitel über das Rückenmark (S. 156) beschrieben habe.

und der Papilla Lagenae entstammen, also wohl hauptsächlich vestibulären Funktionen dienen.

Ich werde nun die zentralen Verhältnisse beschreiben, wie sie beim Frosche vorliegen, weil der Cochlearapparat dort am meisten entwickelt ist und die Verhältnisse der Fasern und der Kerne dort am deutlichsten und am besten studiert sind.

Außerdem hatte ich selber Präparate des Ochsenfrosches [1]) (Rana mugiens) zu meiner Verfügung, bekanntlich der größte Repräsentant dieser Sorte, sodaß ich (zusammen mit HAMMER) die Angaben der Autoren daran prüfen konnte.

Man findet beim Frosche die zwei Octavuswurzeln, die zwei getrennten Ganglien, dem Ganglion acusticum posterius und anterius, entstammen, ziemlich deutlich getrennt, aber ungefähr auf demselben Querniveau in die Oblongata treten (Fig. 180).

Die dorsalst eintretenden Fasern entsprechen dem *hintern Ast*, welche neben Fasern der Ampulla posterior, Crista neglecta und Lagena auch solche der Papilla basilaris oder Cochlea führt.

Der *Ramus anterior*, welcher rein vestibulär in seinem Charakter ist, tritt, wie bei den Fischen, etwas mehr ventral in die Oblongata.

Die Endigungen der beiden Wurzeln sind verschieden.

Die *ventrale Wurzel* zieht jedenfalls nicht zu dem dorsalen magno-zellulären Kern, sondern endet ventral davon in verschiedener Weise (Fig. 180).

In erster Linie sendet sie einen Teil ihrer Endigungen (nach Dichotomie) in den sog. ventralen VIII-Kern, welcher teilweise als das Homologon des DEITERSchen Kernes der höhern Tiere zu betrachten ist, bei niedern, geschwänzten Amphibien aber (BECCARI, HERRICK) noch seinen retikulären Charakter durch den Besitz einer MAUTHNER'schen Zelle zeigt, deren Axon in der üblichen Weise neben oder in dem Fasciculus longitudinalis centralis kaudalwärts läuft und einen Einfluß auf die Schwanzbewegungen hat. Diese MAUTHNERsche Zelle wird jedoch bei den schwanzlosen Tieren nicht mehr gefunden (vergl. auch S. 390).

Andere Fasern der ventralen Wurzel bilden längere auf- und absteigende Äste.

Erstgenannte steigen bis in das untere Gebiet des Zerebellums auf, letztgenannte sind von WALLENBERG bis in das 6. spinale Segment verfolgt worden.

Außer diesen dorsal endenden Rückenmarksfasern WALLENBERGS hat DEGANELLO nach Abtragung des Labyrinthes Degenerationen in den Ventralsträngen des Rückenmarkes wahrgenommen und noch manche andere, welche nach meiner Meinung aber mit Vorsicht gedeutet werden müssen, weil es sich dabei ebenso gut um sekundäre Bahnen, vielleicht um Degenerationen handeln kann, welche nichts mit der Vestibulariswurzel zu tun haben.

[1]) Wir verdanken dieses wertvolle Material Prof. ROTHIG in Charlottenburg.

Sowohl unter denjenigen Fasern, welche in dem ventralen Kern selber enden, als unter den auf- und absteigenden Fasern gibt es gekreuzte Elemente, wie einstimmig von allen Autoren angegeben wird. Diese bilden einen Teil der Fibrae arcuatae dorsales und steigen mehrenteils ab.

Die *dorsale*, hintere Wurzel endet größtenteils um einen großzelligen Kern in dem dorsolateralen Abschnitt der Area statica. Die Stelle, wo dieser Kern: der *Nucleus dorsalis magno-cellularis* (Fig. 180) liegt, entspricht dem Gebiete, welches ich bei den Fischen als medianen Kern bezeichnete, und das dort außer Octavusfasern hauptsächlich Lateralisfasern aufnahm.

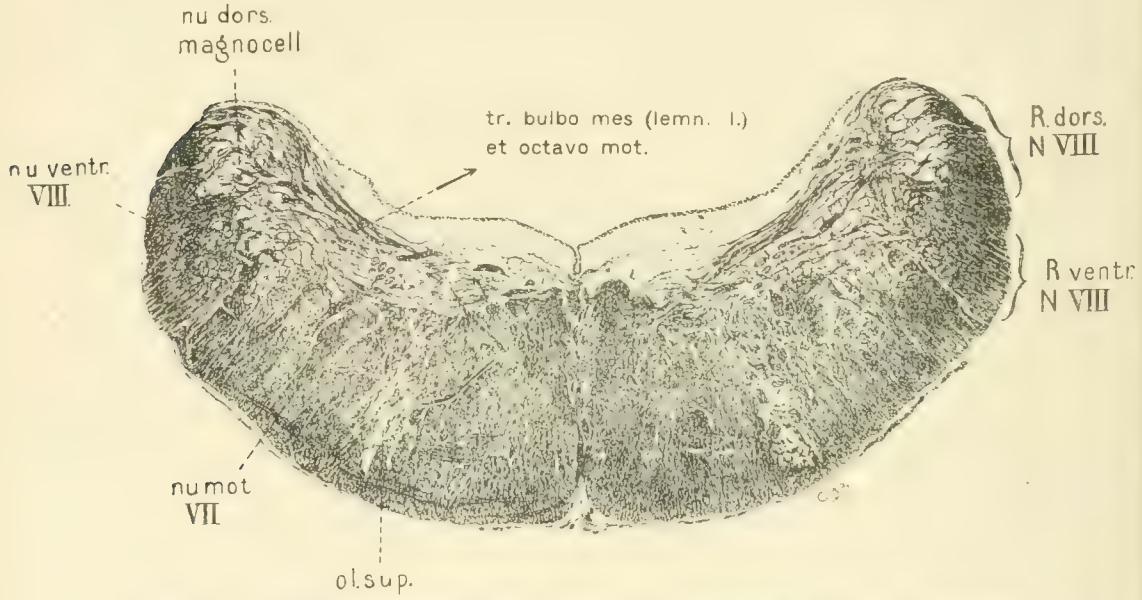


Fig. 180. Eintritt der dorsalen und ventralen Octavuswurzel bei Rana mugiens. Dorsaler und ventraler Octavuskern. Die Crista cerebellaris gehlt (vergl. Fig. 178).

Hier bildet er den dorsalsten Abschnitt der Oblongata, weil der Nucleus dorsalis (Lobus lateralis anterior) der Fische, welcher nur Lateralis anterior-Fasern hat, hier weggefallen ist.

Die Lateralis posterior-Fasern zu diesem Kern der Area statica fehlen natürlich auch beim Frosch, und da diese Region sich von nun ab mehr und mehr als akustische, kochleare Region der Oblongata entwickeln wird, kann dafür von nun an zweckmäßig der übliche Name Tuberculum acusticum gebraucht werden (s. auch Fig. 133).

Wir müssen dabei aber sofort wieder betonen, daß gerade wie diese Region bei den Fischen auch Vestibularisfasern enthielt, solche Fasern auch mit der dorsalen Wurzel in das Tuberculum acusticum des Frosches eintreten. Ob diese Fasern aber alle um den magno-zellulären Kern enden, ist fraglich, umsomehr, als man tatsächlich den Eindruck erhält, daß ein Teil der Dorsalwurzelfasern ventral von dem magnozellulären Kern weiter medialwärts zieht und in vestibulären Kernen endet.

Die *sekundären Bahnen* des Octavus [1]) sind nur mangelhaft bekannt.

Von den Verbindungen, welche mit der Erhaltung des Gleichgewichtes zu tun haben, kennen wir grobe auf- und namentlich absteigende Axonen des ventralen Kernes, welche als Reflexfasern zu motorischen Schaltzentren des Mittelhirnes, des Bulbus und des Rückenmarkes ziehen und mit den groben *Reflex-Fasern*, welche wir auch bei Fischen fanden, zu vergleichen sind (Fig. 180 tr. octavo-mot.).

Aus den dorsalen Partien des Bulbus, vielleicht auch aus dem dorsalen Kern selber zieht dagegen ein festgeschlossenes Bündel hervor, welches viel mehr den Charakter eines *Korrelationsbündels* hat, weil es nach Kreuzung einen aufsteigenden Verlauf nimmt und in dem hintern seitlichen Abschnitt des Tectum opticum und in dem Corpus quadrigeminum posterius endet (tr. bulbo-mes. (lemn. l.) Fig. 180).

Wir haben gesehen, daß dieser *Fasciculus longitudinalis lateralis* oder laterale Schleife bereits in derselben Form auch bei den Fischen — sehr deutlich bei den Knochenfischen (Fig. 177) — vorhanden war und dort ebenfalls aus dem dorsaleren Abschnitt der Oblongata entstand.

Dort dürfte man wohl noch kaum von einer sekundären Hörbahn sprechen. Hier ist dies sicherlich bereits der Fall, weil der periphere Hörapparat in den dorsalen Acusticuskern seine Endigungen schickt.

Die Entwicklung des peripheren Gehörapparates, und des Nucleus magnocellularis geht mit der Ausbildung eines andern aber sekundären Kernes bei den Amphibien zusammen, dessen Bedeutung als akustischer Apparat bei den höhern Vertebraten bereits längst bekannt ist, ich meine die *Oliva superior* (Fig. 180).

Während von einer solchen ventralen Anhäufung kleinzelliger Elemente in dem Verlaufe der lateralen Schleife, auf dem Niveau des Octavus-Areales selber, bei den Fischen noch keine Rede war, findet man beim Frosch etwa in der Mitte zwischen VII- und IX-Wurzeleintritt, also auf dem Niveau des Octavuseintrittes eine deutliche Ansammlung von kleinen Zellen, welche durch ihre Art und ihre Lage der obern Olive der höheren Vertebraten entsprechen.

Obschon das Eintreten von Schleifen-Kollateralen in diese Zellgruppe noch nicht mit Silberpräparaten verifiert ist, spricht doch das ganze anatomische Verhalten dieser Bildung sehr dafür, daß sie — ebenso wie die Oliva superior der Säuger — dazu dient, akustische Reflexe auf die Oblongata zu übertragen.

Schepman hat darauf hingewiesen, daß jener Kern eine große dorsoventrale Ausdehnung hat, wie es bei manchen Reptilien auch noch vorkommt (siehe dort).

Ob in frontaleren Niveaus auch die sogenannte Kerne des lateralen

[1]) Sie sollen nach Deganello teilweise von primären Neuronen begleitet werden (vergl. auch Teleostier, Vögel, Säuger).

Lemniscus schon bei den Amphibien vorliegen, bedarf noch näherer Nachforschungen (vergl. hierzu die Reptilien, Vögel und Säuger).

Es verdient, hervorgehoben zu werden, daß die Endstelle der *lateralen Schleife* bei den Fröschen ein Bild aufweist, welches dem topographischen Verhalten der Corpora quadrigemina posteriora der Säuger schon mehr ähnlich ist als bei den Fischen.

Während doch die ihr entsprechende Tori semicirculares der Teleostier einen von der Medianlinie entfernte Lage einnehmen, findet man, daß die jenen entsprechenden Gebieten bei den Amphibien in der Mittellinie zusammengewachsen sind, einen Teil des Ventriculus opticus zwischen sich schließend, unter Bildung eines wirklichen *Aquaeductus Sylvii* (vergl. Kap. VIII).

Nur an ihrem vordern Ende sind sie noch frei von einander und weisen sie dort dadurch ein primitiveres Verhalten auf.

Es muß jedoch betont werden, daß auch der hintere Abschnitt der Corpora quadrigemina posteriora noch ganz vom Tectum opticum bedeckt bleibt, sodaß an der Außenseite des Gehirnes von einer Gliederung des Mittelhirndaches in vier Hügel noch nichts zu sehen ist (vergl. Fig. 443).

Die äußere Hervorwölbung der hintern Vierhügel findet erst bei den Reptilien statt, wobei nicht nur die Vergrößerung der hinteren Hügel, sondern auch die relative Verkleinerung der vordern durch die stärkere Ausbildung des Corpus geniculatum laterale als Aufnahmestelle des Sehnerven, eine Rolle spielt (siehe Kapitel VIII).

Das Octavussystem der Reptilien.

Bei den Reptilien weist der Octavus ebenfalls zwei Äste auf, den *Ramus posterior* und den *Ramus anterior*.

Die Verteilung dieser Äste ziegt jedoch einige Differenzen.

Der *R. posterior* innerviert bei den Schlangen und Eidechsen den Sacculus, die Ampulla posterior, die Macula neglecta, die Lagena und die Papilla basilaris cochleae, während der *R. anterior* dort die Ampulla anterior und externa und den Utriculus innerviert (Retzius).

Bei den Hydrosauriern, wenigstens beim Krokodil, wird der Sacculus aber vom R. anterior innerviert und bei den Cheloniern oder Schildkröten erhält der Sacculus Fasern von beiden Ästen.

Es liegt also bei den Reptilien dasselbe Wechselverhalten vor wie bei den Amphibien, und dabei schließen sich die Schildkröten bei Amphiuma an, während die Krokodilier sich den Anuren und die Schlangen und Eidechsen den geschwänzten Amphibien anschließen (vergl. S. 394).

Ich werde meine Beschreibung mit Zeichnungen von dem Verhalten bei Krokodilen illustrieren, weil dort infolge des Fehlens des Ramus Sacculi in dem hintern Ast und durch die stärkere Entwicklung des Cochlearapparates (Fig. 181), die Verbindungen des Ramus posterior noch am

meisten als akustische gelten können, obschon die Ampulla posterior (s. Fig. 181) und die Crista neglecta auch Fasern jenes Astes erhalten.

Außerdem hat der Cochlearisabschnitt sich an der Eintrittsstelle von dem übrigen Abschnitt des R. posterior durch seine dorsalere Lage mehr oder weniger getrennt

Die beiden Octavusäste treten in ziemlicher Entfernung von einander in die Oblongata, der R. ventralis auf einem frontaleren Niveau (Fig. 182) als der R. dorsalis oder posterior (Fig. 183).

Man kann in der Radix anterior (ventralis) zwei Faserarten unterscheiden.

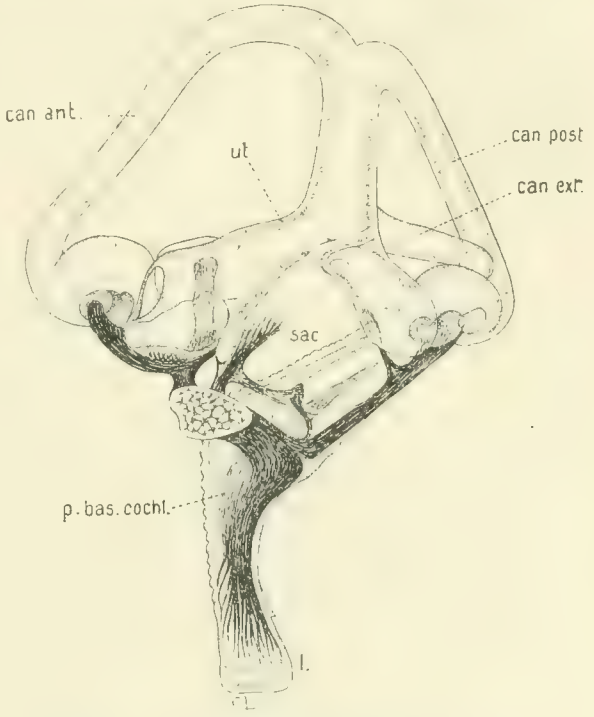


Fig. 181. Labyrinth des Alligators n. RETZIUS. (Man beachte die mehrere Ausbildung der Pars basilaris Cochleae im Vergleich zum Frosch, Fig. 179).

Die *groben Fasern des Vestibularis* (welche ausschließlich den Ampullen entstammen) enden bald nach Eintritt in die Oblongata in einem Kern, den wir bereits bei den Teleostiern vorfanden, dem *Nucl. tangentialis;* wie dort legen sich ihre löffelförmigen Endigungen den birnförmigen Zellen dieses Kernes sehr intim an, sodaß man kaum eine Trennung zwischen beiden sehen kann (BECCARI; Eidechse).

Bisweilen — aber selten — gabelt eine grobe Faser sich und geht ein Ast derselben in die aufsteigende Vestibulariswurzel nach oben, während der andere um eine Zelle des Tangentialkernes endet (BECCARI).

Gelegentlich können auch beide sich mit zwei solchen Zellen verbinden.

Der *Tangentialkern* erhält grobe Fasern aus der vordern Vestibulariswurzel und aus dem Vestibularis-Anteil der hintern Wurzel. Die Axonen ihrer Zellen bilden (vergl. auch S. 386) aufsteigende und namentlich absteigende gekreuzte Reflexbahnen in und nahe dem zentralen Längsbündel.

Etwas *feinere Vestibularisfasern* entstammen dem Sacculus, dem Utriculus und bilden einen Teil der Ampullenfasern.

Sie teilen sich durch Dichotomie nach Eintritt in die Oblongata in absteigende und aufsteigende Fasern (vergl. auch S. 386).

Die letzteren sind bis in die untern Kleinhirnabschnitte zu verfolgen. Sie passieren dabei einen auf dem Niveau des Trigeminus im medialen Abschnitte des Corpus restiforme liegenden Kern, der von Beccari als Nucleus vestibularis superior bezeichnet wurde und m. E. das Homologon des Bechterew'schen Kernes der Säuger darstellt, welcher ebenfalls der aufsteigenden Vestibulariswurzel einverleibt ist und an ähnlicher Stelle liegt. Die deszendierenden Vestibularisfasern erreichen den Anfang des Rückenmarkes, ja ziehen vielleicht noch eine kürzere oder längere Strecke darin hinab.

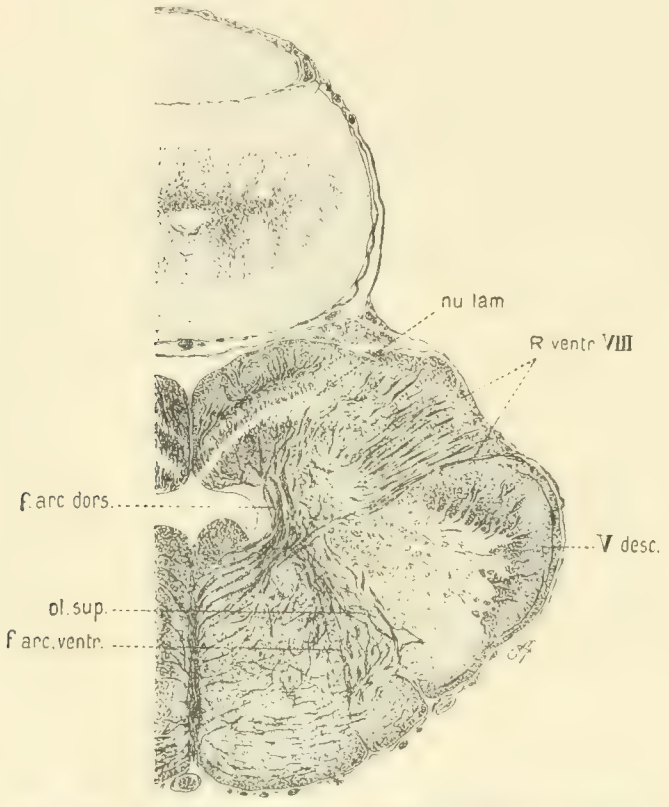


Fig. 182. Eintritt der Vorderen VIII Vestibularis-Wurzel beim Alligator n. de Lange.

Ein Teil derselben endet jedoch nicht weit von dem Niveau des Eintrittes der Wurzel um die Zellen des Deitersskernes, der sich bei den hier beschriebenen Eidechsen und Krokodilen hauptsächlich auf der Ebene des Facialiswurzeleintrittes und eiwas frontal davon findet.

Der Deitersskern, obschon ein mächtig entwickeltes Gebilde von großen polygonalen Zellen, hat bei den Reptilien noch nicht die erhebliche kaudale Ausdehnung wie bei den Säugern, wo er sich fast bis zur Ebene des Glossopharyngeus erstreckt.

Da wir wissen, daß der vordere Abschnitt des Deitersskernes der Säuger namentlich mit Hals-, Kopf- und Augenbewegungen zu tun hat, läßt sich vermuten, daß es dieser Abschnitt ist, der bei den Reptilien entwickelt ist.

Doch lassen sich in ihm bei den Eidechsen verschiedene Zellgruppen unterscheiden, eine zentrale, eine dorsale und eine hintere Gruppe.

Die zentrale Zellgruppe steht hauptsächlich mit der vordern Vestibulariswurzel in Verbindung, die dorsale mit der hintern Wurzel.

Letztgenannte Gruppe, welche nahe dem dorsalen Cochleariskern liegt, empfängt auch Kollateralen des Cochlearis (vergl. S. 402 und 428).

Aus beiden Gruppen ziehen Fasern in das zentrale Längsbündel (größtenteils sich kreuzend), während der größte Abschnitt des homolateralen Deiterschen Tr. vestibulo-spinalis der hintern Gruppe von Deiters-zellen entstammt (Beccari).

Der *hintere Ast des N. octavus* führt sowohl die Fasern der Cochlea als diejenigen der Ampulla posterior und (bei Eidechsen) des Sacculus.

Die Ampulla posterior- und Sacculus-Fasern haben zentral jedoch dieselbe Endigung, wie die Vestibularisfasern, welche die Radix anterior darstellen (Beccari).

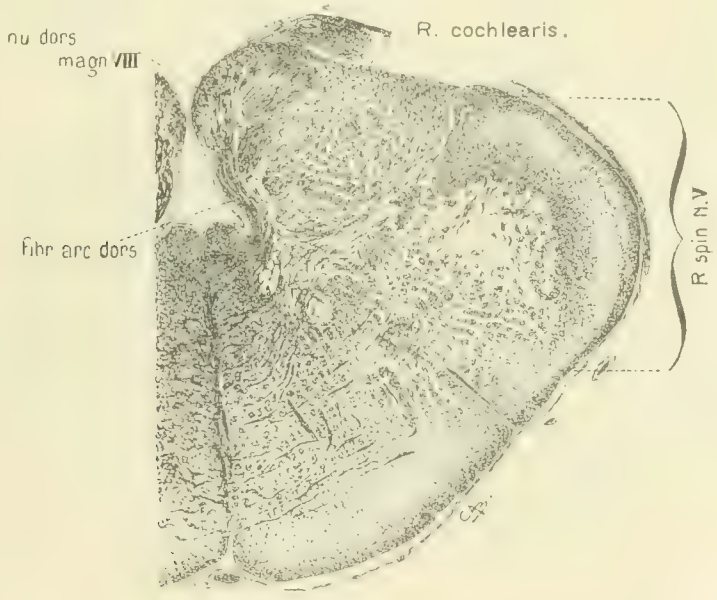


Fig. 183. Eintritt des R. posterior VIII und Nucl. magnocellularis dorsalis beim Alligator, n. di Lange.

Die dorsalen *Cochlearisfasern* enden jedoch größtenteils anders.

Man kann in dem dorsalen Abschnitt der Oblongata zwei Zellgruppen unterscheiden, welche offenbar beide zu dem System der dorsalen Wurzel gehören.

Die hinterste Zellgruppe (Fig. 183) des acustischen Gebietes liegt auf dem hintern Abschnitt der Distanz zwischen VII-Wurzel- und IX-Wurzel-Eintritt in ganz dorsaler Lage.

Sie besteht aus ziemlich großen, nicht sehr eckigen Zellen und entspricht dem *dorsalen magnozellulären Acusticuskern* der Amphibien.

In diesen Kern tritt die Hauptmasse der dorsalen oder hintern Octavuswurzel ein (Fig. 183).

Frontal van diesem Niveau findet sich ein zweiter Kern, in dem

Cochlearisfasern enden: der *Nucleus angularis*, der dorsal und ganz an der Peripherie der Oblongata liegt (Fig. 184).

Dieser Kern (von HOLMES beim Krokodil und von BECCARI bei Lacerta als Dorsalkern beschrieben) scheint mir am besten mit dem *Nucl. angularis*, dem *Eckkern* der Vögel, zu vergleichen, mit dem er in seiner frontalen und lateralen Lage übereinstimmt.

Eine Eigentümlichkeit des Nucl. angularis ist die, bei Vögeln noch mehr entwickelte, Tendenz zur Flächenausdehnung. Schon bei den Krokodilien ist er napfförmig in seinem Bau.

Um diesen Kern enden aufsteigende Fasern der Cochleariswurzel.

Seine Axonen verlaufen als *äußere Bogenfasern* und fügen sich der lateralen Schleife zu (tr. sec. cochleae ventral; Fig. 184).

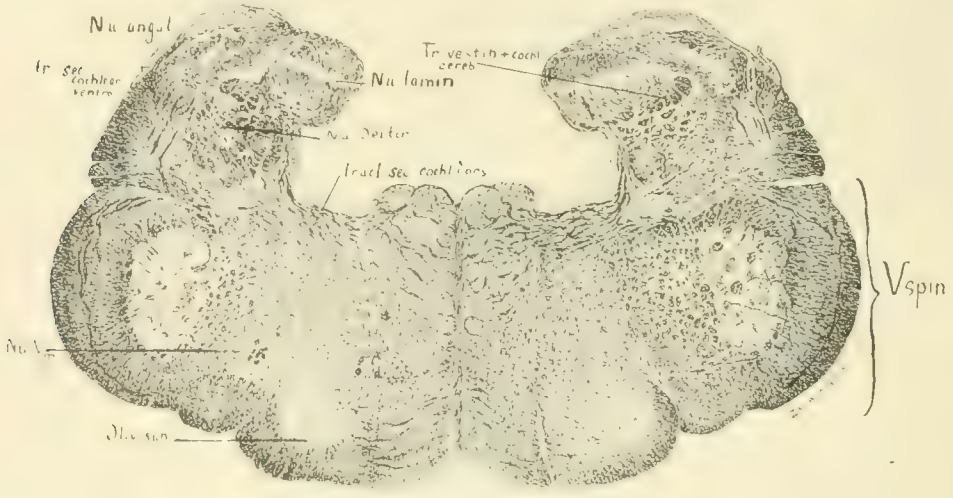


Fig. 184. Nucleus angularis und Nucl. laminaris beim Krokodil, n. SCHEPMAN.

Außerdem hat BECCARI aufsteigende Cochlearisfasern zum Kleinhirn gefunden, welche von aufsteigenden Vestibularisfasern [1]) begleitet werden, und bei der Eidechse sah er vereinzelte Cochlearisfasern in den DEITERSkern treten (vergl. bei den Säugern, S. 401 und 428).

Zwischen dem Eckkern und dem Nucl. magnocellularis bildet sich, im Anschluß an letzteren, bei den Krokodilien der *Nucl. laminaris*, so genannt weil er ganz flach ist (Fig. 184).

Dieser Kern, der bei keinem Reptil so gut [2]) entwickelt ist, wie beim Alligator und Krokodil, ist nicht als direkter Endkern der Hinterwurzel zu betrachten, hat aber einen topographischen Verband mit dem magnozellulären Kern, indem sein lateraler Ausläufer damit verbunden ist.

---

[1]) BECCARI erwähnt, daß auch VII Fasern zum Kleinhirn aufsteigen, was jedoch einer weiterer Bestätigung bedarf.

[2]) Beim Varan ist er auch ziemlich deutlich. Bei Schildkröten und Schlangen konnte SCHEPMAN ihn nicht nachweisen.

Seine Verbindungen sind bis jetzt bei den Reptilien nur studiert an Silberpräparaten; daher können wir wenig Sicheres darüber sagen.

Es ist indessen nicht zweifelhaft, daß es sich hier um das Homologon des gleichnamigen Kernes der Vögel handelt, dessen Verbindungen uns besser bekannt sind.

Man darf auf Grund dessen annehmen, daß es sich um einen Endkern von gekreuzten und ungekreuzten Neuronen aus dem Nucleus magnocellularis handelt.

Aus dem laminären Kern soll nach Holmes eine ungekreuzte Bahn zum Zerebellum emporsteigen (siehe, was diesen Punkt anbelangt, bei den Vögeln, S. 411, Kleindruck).

Deutlicher ist beim Alligator, daß der Nucleus laminaris gekreuzte ventrale Fasern abgibt, welche wie eine *laterale Schleife* nach Kreuzung an dem lateralen Rand der Oblongata vorwärts ziehen zum *Ganglion isthmi* und namentlich zum *Corpus quadrigeminum posticum*, dem Homologon der Tori semicirculares der niederen Tiere, welches sich von den Reptilien an mehr und mehr von dem Corpus quadrigeminum anticum (Tectum opticum) abgrenzt, sodaß man, wenigstens bei Schlangen und einigen Eidechsartigen bereits von Vierhügeln sprechen kann.

Die *hintern Vierhügel* wölben sich aber viel weniger äußerlich hervor als die vordern, und die Hauptmasse des Endkernes der lateralen Schleife ist bei allen Reptilien noch von dem Tectum opticum bedeckt (vergleiche hierzu Fig. 151 und Fig. 460).

In dem *Lemniscus lateralis*, welcher sicher auch Fasern des magnozellulären dorsalen und des angulären Kernes enthält, liegt wie bei den Amphibien — eine deutliche *obere Olive* eingeschaltet.

Die Oliva superior der Reptilien hat etwas Interessantes, was nähere Erwähnung verdient.

Namentlich bei Eidechsen (siehe Tafel III: Varan) und Krokodilen zeigt sich, wie dieses Organ (schwarz in Tafel III), welches bei den Säugern ein ventrales Gebilde ist, (beim Frosch aber noch eine große dorsoventrale Ausdehnung hat) sich entsprechend dem Verlauf der Schleife ausbildet.

Wir finden hier n.l. kaudal mehr dorsale und frontal mehr ventrale Partien, die sich offenbar an der Schleife entlang angesammelt, resp. differenziert haben, und deren kaudale Hauptmasse aus dem dorsalen Grau der Oblongata hervorgeht.

Dies ist namentlich interessant mit Hinsicht auf die Herkunft der pontinen Kerne und der unteren Olive, deren Zellmassen — wie Essick zuerst nachwies und wie von Kooy bestätigt wurde — sich ursprünglich ebenfalls aus der dorso-lateralen Seite der Oblongata sammeln.

Diese sekundären Kerne derivieren also, wenigstens teilweise, ihre graue Substanz von dem Areal, wo die primären sensiblen Fasern enden.

Ein Teil der Olive bildet sich offenbar in mehr ventraler Ebene, denn die obengenannte Masse stößt mit ihrer ventrofrontalen Spitze an eine Ansammlung ähnlicher Substanz, die ganz ventral und frontal von derselben in dem Anfang des Längsverlaufes der lateralen Schleife eingeschaltet ist. Dies ist sowohl beim Varan als beim Alligator zu beobachten, und wir werden sehen, daß auch die Verhältnisse bei den Vögeln auf eine derartige doppelte Herkunft der obern Olive hinweisen.

Schließlich sei erwähnt, daß in dem frontalen Abschnitt der lateralen Schleife ähnliche Ansammlungen grauer Substanz vorkommen, welche zweifellos als *Nuclei lemnisci lateralis* zu deuten sind.

Wir finden also, daß bei den Reptilien und namentlich bei den Krokodilen und Eidechsen der Acusticusapparat, wie wir ihn bei den Säugern kennen lernen werden, fast bereits in all seinen Einzelheiten ausgebildet ist.

Bezügl. der Frage, welcher Cochleariskern der Reptilien (und Vögel) als die Vorstufe des ventralen Cochleariskernes der Säuger zu deuten ist, werden wir weiter unten sehen, daß es sehr wahrscheinlich der *dorsale magno-zelluläre Kern* ist, welcher durch eine ventrale Verlagerung zur Ausbildung des ventralen Cochleariskernes der Mammalier Anlaß gibt, wie bereits von Brandis und Cajal angegeben wurde.

Der Eckkern dagegen bildet wahrscheinlich das primitive Homologon des Tuberculum acusticum (siehe für weitere Details die Säuger).

Ich habe bereits darauf hingewiesen, daß die hintere Octavus-Wurzel der Krokodile nicht nur Cochlearis- und Lagenafasern führt, sonder auch solche der Ampulla posterior, der Macula neglecta (besser „Crista" neglecta) und bei Eidechsen und Schlangen alle, bei den Schildkröten einen Teil der Sacculusfasern. Die Endigung dieser Fasern, welche den untern (ventralen) Abschnitt der Radix posterior darstellen, wurde (bei der Eidechse) eingehend von Beccari studiert, der fand, daß sie dieselben Endigungen wie die übrigen Vestibularisfasern (die Radix anterior) aufweisen, sodaß die funktionell zusammen gehörenden Fasern ihre Verwandtschaft auch durch ihre zentralen Verbindungen aufs deutlichste demonstrieren, ein Verhalten, das wir auch bei den Vögeln finden, und woraus wieder hervorgeht wie maßgebend die Reizverhältnisse für die zentrale Anordnung der Bahnen sind, welche wesentlich bedingt wird durch das Hauptgesetz der Neurobiotaxis: die zeitliche oder inhaltliche Reizverwandtschaft.

Das Octavussystem der Vögel.

Das *Octavussystem der Vögel* ist, was seine peripheren Verhältnisse anbelangt, namentlich von Retzius, was seine zentralen Verbindungen betrifft, in letzter Zeit sehr eingehend von Cajal und Bok studiert, während Schepman auch die Verbindungen des peripheren Organs mit den zentralen Kernen verfolgte.

Die periphere Ausdehnung der Octavuswurzelfasern, wie sie von dem

schwedischen Anatomen bei den Vögeln gefunden wurde, weist noch am meisten Anklang an die Eidechsen und Schlangen [1]) auf.

Sie ist eine solche, daß der hintere Ast des Nerven die Ampulla posterior, den Sacculus, die Macula, besser „Crista" neglecta, mitsamt der Papilla Lagenae und der Membrana basilaris Cochleae innerviert.

Die Membr. basilaris Cochleae ist bei den meisten Vögeln zwar größer als bei den Reptilien, hat jedoch noch keinen gewundenen Charakter (Fig. 185), wie es bei den meisten Säugern der Fall ist. Die an ihrer Spitze vorkommende Lagena ist immer gut entwickelt (vergl. Fig. 185). Ihre Fasern unterscheiden sich von den Cochlearisfasern durch ihre größere Dicke (CAJAL).

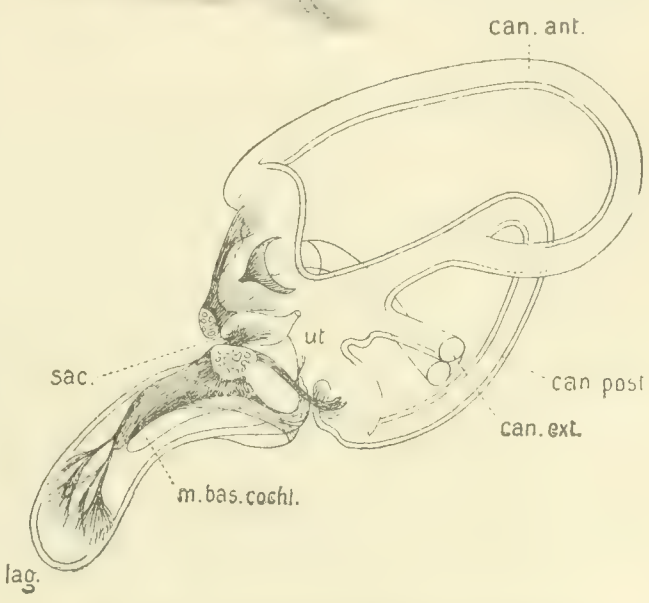


Fig. 185. Labyrinth einer Gans, n. RETZIUS.

In seltenen Fällen fand RETZIUS den Sacculus (wie es bei den Hydrosauriern der Fall ist) vom R. anterior innerviert (Columba, Turdus) was übrigens doch beweist, daß das Wechselverhalten in diesem Bündelchen, wie wir es bei Amphibien und Reptilien fanden, auch bei Vögeln vorkommt, sei es nur ausnahmsweise.

Bezüglich der zentralen Kerne dieser Wurzeln ist Folgendes zu bemerken: (vergleiche hierzu die Abbildungen).

Der Ramus anterior (*Nervus vestibularis*) hat verschiedene Zentralstellen, welche wir am besten durch die Untersuchungen CAJAL's kennen. Man kann in ihm einfache (nicht dichotomisierende) Fasern und dichotomisierende Fasern unterscheiden.

Von den erstgenannten kennt man wieder dickere und weniger dicke Fasern.

Die *dicken Fasern* der Ampullen und der Crista neglecta enden auch hier in einem Kern, der mit dem *Nucleus tangentialis* der Fische und Reptilien (CAJAL) zu vergleichen ist (vergl. S. 387 und 399).

Er liegt nahe dem Eintritt des Nerven und besteht aus großen spindelförmigen Zellen (Fig. 186 und 187 A). Die eintretenden vestibulären

[1]) Dies ist einigermaßen befremdend, weil das zentrale Verhalten bei den Vögeln vielmehr dem der Hydrosaurier ähnlich ist.

Fasern legen sich mit einer löffelförmigen Abflächung gegen den Zellleib, während das Vestibularisaxon selber noch etwas weiter durchgehen kann. Ähnliche Verhältnisse haben wir bei den Reptilien und Fischen kennen gelernt.

Die Achsenzylinder der Zellen des *Nucl. tangentialis* begeben sich medialwärts in die direkte Fortsetzung der eintretenden Wurzel selber und werden bald mit absteigenden Fasern des Deitersкernes gemischt.

Nach Kreuzung in der Raphe bilden die Fasern absteigende Systeme im zentralen Längsbündel (wie wir sie ebenfalls bei den Teleostiern und Reptilien vorfanden), teilweise auch ventral davon (Tr. octavo-spinalis cruciatus lateralis). Auch dürften Verbindungen mit den Augenmuskelkernen vorliegen; jedoch sind genauere Angaben darüber noch nicht vorhanden.

Außer diesen groben einfachen Wurzelfasern des Vestibularis, welche zum Nucl. tangentalis gehen, gibt es feinere Fasern, welche ebenfalls keine Bifurkationen abgeben. Sie bilden das *gekreuzte Vestibularisbündel* (Fasc. transv. N. vest. Fig. 186), welches — wie es scheint — auf der kontrolateralen Seite in ein deszendierendes System übergeht (Cajal).

Dieses Bündel hat mit dem Tangentialkern nichts zu tun. Es wird als *transversale Vestibulariswurzel* bezeichnet und scheint sich um retikuläre und Schaltzellen der andern Seite zu verästeln.

Alle übrigen Vestibularisfasern, auch die aus Sacculus und Utriculus, dichotomisieren nach ihrem Eintritt in der Oblongata.

Die Dichotomie findet in der Nähe des Nucleus tangentialis statt.

Der *absteigende Ast* der Bifurkation besteht aus recht dicken Fasern und verläuft in dem dorsalen Abschnitt der Oblongata, kaudalwärts, allmählich Fasern an Zellen abgebend, die als Kern der deszendierenden Vestibulariswurzel zu deuten sind (Nucleus spinalis N. VIII).

Noch auf den kaudalsten Abschnitten der Oblongata am Calamus scriptorius ist diese deszendierende Wurzel medial von dem Accessoriuswurzeleintritt zu finden, dann hört sie erst allmählich auf in dem medialen Grau an der Basis des Hinterhornes [1]), wo wir auch bei Reptilien und Amphibien die absteigenden Fasern verfolgen konnten.

Die *aufsteigende Vestibulariswurzel* hat eine größere Anzahl von wohl differenzierten Endstationen, wovon folgende die wichtigsten sind:

Ziemlich medial liegt der große Deiters-*Kern*, der frontal dünner wird und aus sehr großen Elementen besteht. Dorso-lateral von ihm liegt der *piriforme Kern*, dessen Zellen viel kleiner sind und seitlich grenzen an den *Nucleus vestibulo-cerebellosus*. Beide letztgenannte Kerne bilden (Fig. 186) *einen* Komplex. Lateral von diesem Komplex liegt eine aparte Gruppe

[1]) Dieses Grau differenziert sich bei den Säugern als ein separater (Monakow'scher) Kern, der auch dort zwischen dem Hinterstrangkern (Burdach'schen Kern) und dem spinalen Trigeminuskern einliegt (s. S. 213).

von ziemlich großen Zellen, welche von CAJAL als *Nucleus juxtapeduncularis* (oder *Nucleus quadrangularis*) bezeichnet ist, und in einem dorsaleren Niveau, nahe der Ecke des Ventrikels beim Übergang zum Kleinhirn, finden sich schließlich zwei Zellhaufen, welche als *Nu. bigeminus* bezeichnet werden, und offenbar dem BECHTEREW'schen Kern der Säuger homolog sind.

Dieser Kern besteht ebenfalls aus großen Zellen (nicht gezeichnet in Fig. 186; er liegt mehr frontal).

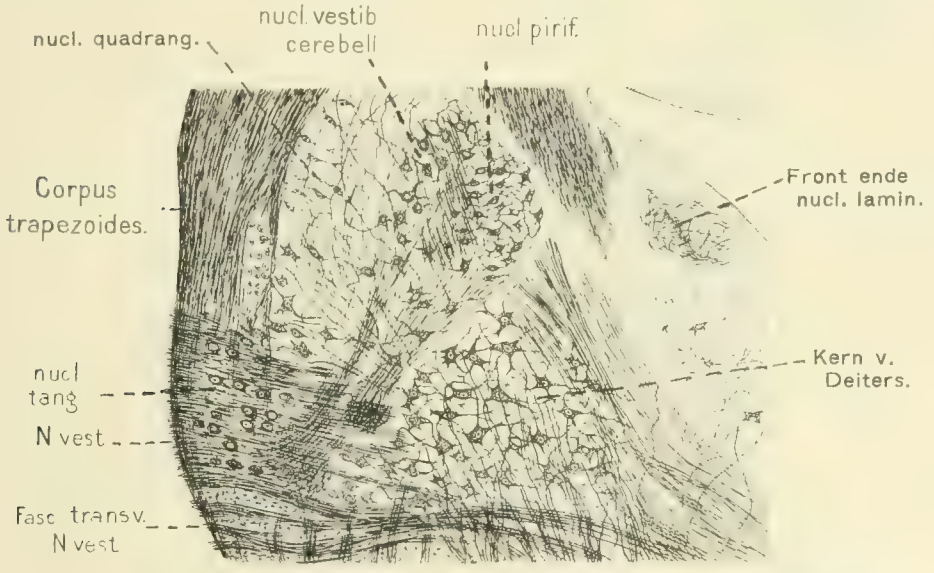


Fig. 186. Die Vestibularis Kerne eines Vogels, n. CAJAL (Passer domesticus).

Ich werde über all diese Kerne nicht ausführlich berichten. Ihre Differenzen liegen namentlich in der Größe der Zellen und dem (nicht immer genau bekannten) absteigenden oder aufsteigenden Charakter ihrer Axonen.

Der DEITERSkern (vergl. Fig. 186 nach CAJAL) ist weitaus der größte und besteht auch aus den größten Zellen. Er schließt sich medio-dorsal an den bereits erwähnten Tangentialkern an und sendet, wie dieser, absteigende und aufsteigende Fasern zu den motorischen Reflexzentren des Rückenmarkes, des Bulbus und des Mittelhirnes (Augenmuskelkerne), größtenteils ungekreuzt.

Diese Axonen verlaufen teilweise in der retikulären Substanz des Bulbus, teilweise in dem Fasciculus longitudinalis centralis (s. posterior).

Die Axonen des *Nucl. juxtapeduncularis* oder *quadrangularis* und des BECHTEREWschen Kernes begeben sich ebenfalls zu den motorischen Schaltgebieten des Bulbus und der Mittelhirnbasis, und sind also auch als motorische Reflexkerne zu betrachten.

Die Verbindungen der andern Vestibulariskerne sind nicht so leicht zu verfolgen, aber dürften einen aufsteigenden Charakter haben. Diejenige

des *Nucl. piriformis* scheinen sich zu dem Nucleus vestibulo-cerebellaris zu begeben, deren Schalt-stück der Nucl. piriformis zu bilden scheint.

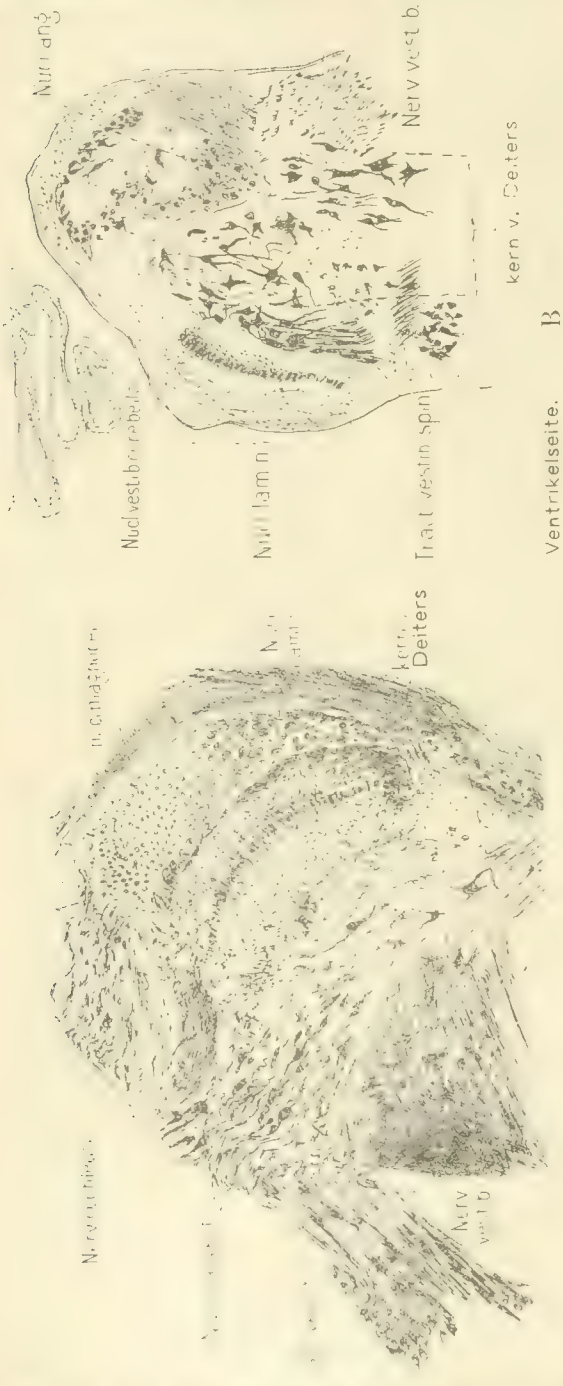


Fig. 187 A und B. Horizontalschnitte durch verschiedene Ebenen der Area vestibulo-acustica eines Huhner-Embryos von 16 Tagen. Die rechte Seite ist dorsaler angeschnitten als die Linke. n. SCHIEFFER.

Der *Nucleus vestibulo-cerebellosus* selber sendet seine Axonen als aufsteigende Fasern zum Zerebellum, wo sie in dem hintern Abschnitt der Rinde des Corpus cerebelli, vielleicht auch in der Rinde des Flocculus enden.

Ob diese Fasern zusammen mit dem Tr. cochleo-cerebellaris BOKS (s. u.) den Tr. octavo-floccularis SHIMAZONO's bilden, ist nicht ausgemacht.

Soviel ist sicher, daß die Markreifung der Flocke sich bei den Vögeln, wie bei den Säugern, direkt derjenigen des Octavusareales anschließt.

Schließlich endet ein Teil der Vestibularisfasern auch direkt in der Rinde des untern Kleinhirnabschnittes, der also bei Vögeln eine erhebliche Menge von indirekten und direkten Vestibularisfasern empfängt. (Siehe hierzu Kapitel VII.)

Der Ramus posterior des *N. octavus* wird gemeiniglich als *Nerv. cochlearis* bezeichnet, obschon er auch Fasern der Ampulla post mot. des Sacculus und der Crista neglecta führt.

wie bei der Taube von GORDON HOLMES für die Fasern der Ampulla posterior mit Sicherheit nachgewiesen wurde.

Letztere unterscheiden sich von den *dorsaler* eintretenden kochleären Fasern durch ihren ventraleren Eintritt und ihre Dicke und können dadurch auch zentral davon unterschieden werden. Sie enden in dem meist dorsalen Teil des Nucleus tangentialis.

Wie bei den Reptilien und Amphibien tritt die *dorsale* Cochlearis-wurzel in den dorsal und kaudal gelegenen *Nucl. magno-cellilaris dorsalis* ein (Fig. 187 und 188 A), welcher — gerade wie bei den obengenannten Tieren — als der Hauptkern dieser Wurzel zu betrachten ist [1]).

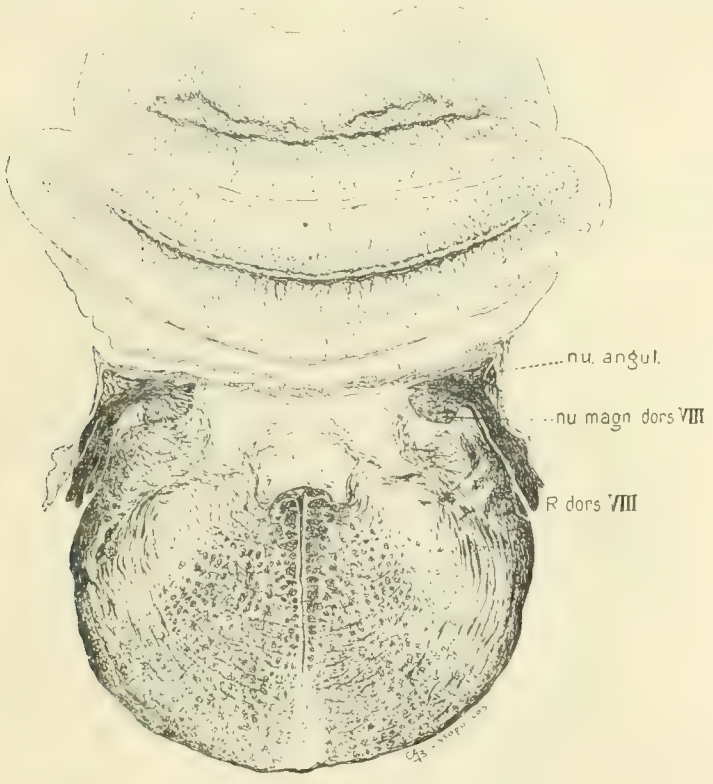


Fig. 188 A. Eintritt der R. Cochlearis bei Pratincola rubicola.

In Bezug auf seine höchstwahrscheinliche Homologie mit dem ventralen Cochleariskern der Säuger ist es interessant, daß BOK bereits bei den Vögeln einige Zellen dieses Kernes eine etwas mehr ventrale Lage einnehmen sah (Fig. 189: Cell. ventr. Cochl.).

Der magno-zelluläre oder Haupt-Endkern ist jedoch nicht der einzige

[1]) Die Angabe von HOLMES daß auch Ampulla posterior-Fasern darin (kaudal) enden, bedarf wohl noch näherer Kontrolle.

Kern des Cochlearis. Ein Teil der Fasern biegt sofort nach Eintritt in die Oblongata frontalwärts ab und endet in einer Gruppe von etwas kleineren Zellen, welche mehr frontal (näher dem Ansatz des Zerebellums) liegt, von einigen absteigenden zerebellären Fasern von der Außenwand der Oblongata geschieden.

Dieser Kern (Fig. 187 und 188 B), der *Nucleus angularis* [1]), ist kein Novum bei den Vögeln, obschon er dort viel besser entwickelt ist als beim Alligator.

Bei den Amphibien fanden wir ihn jedoch noch nicht, und damit

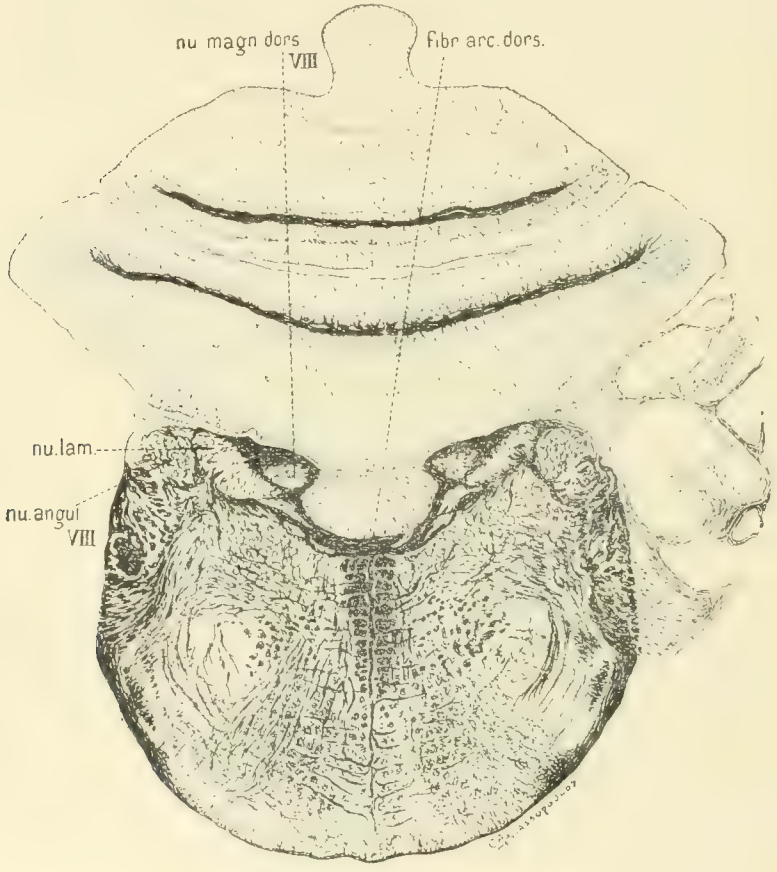


Fig. 188 B. Nucl. angularis bei Pratincola.

stimmt es auch, daß er nach Boks Untersuchungen sich einen ganzen Tag später als der Nucl. magno-cellularis in der Ontogenese des Huhnes bildet.

[1]) Der Name Nucl. angularis kann leicht Anlaß geben zu Verwechslungen mit dem sog. Eckkern der Säuger, dem Richterewschen Kern, der jedoch im Gegensatz zu den Nucl. angularis der Reptilien und Vögeln medial, neben der Ventrikel-Ecke, liegt und ein Vestibularis, kein Cochleariskern ist (siehe Seite 407: Nu. trigeminus).

Die schon bei den Reptilien angedeutete Oberflächenausbreitung dieses Kernes zeigt sich auch bei den Vögeln, wo er napfförmig ist (Fig. 187 B).

Die Form seiner Zellen, die beim großzelligen Kern meist rundlich ist, ist annähernd spindelförmig (SCHEPMAN).

Beides spricht zu Gunsten der Hypothese, daß der Nucleus angularis homolog ist mit dem Kern des Tuberculum acusticum der Säuger (S. 426).

Schließlich sei erwähnt, daß BOK auch ganz vereinzelte Fasern des R. dorsalis direkt zu der Olive treten sah [1]) (vergl. die Säuger S. 427).

Während hiermit die direkten Verbindungen des dorsalen Astes erwähnt sind, kommen wir jetzt zu dessen sekundaren Verknüpfungen, welche sehr wichtig sind und manche Anklänge an das Verhalten bei den Reptilien aufweisen.

An erster Stelle is eine aufsteigende gekreuzte Verbindung des Nucleus magno-cellularis mit dem lateralen Kern des Kleinhirns zu erwähnen, welche von BOK als *Tr. cochleo-cerebellaris* bezeichnet wurde, und deren Homologon wir vielleicht auch bei den Reptilien kennen.

In welchem Abschnitt des Kleinhirns (Corpus oder Flocke) diese Fasern enden, ist nicht bekannt (vergl. hierzu das Kapitel über das Kleinhirn).

Nach MESDAG kommt diese Bahn aus dem Nucleus laminaris derselben Seite (s. S. 403). Nach BOK ist dies nur scheinbar so, indem sie, von der entgegengesetzten Seite kommend, nach ihrer Kreuzung an dem Nucleus laminaris entlang zieht. In beiden Fällen ist der von BOK gegebene Name richtig und haben wir es bei dieser Bahn mit einer Verbindung von akustischen Zentren mit dem Kleinhirn zu tun, was für meine Auffassung von der Akustik in Verband mit Muskeltonus wichtig ist. (Siehe die Bemerkung am Schlusse dieses Kapitels). Nach SCHEPMAN fügen sich ihm auch Vestibularis Fasern derselben Seite zu.

Als eine zweite, nicht weniger wichtige sekundäre Verbindung des magnozellulären Kernes ist diejenige des Nucleus magnocellularis mit dem *Nucleus laminaris* zu erwähnen.

Der Nucleus laminaris ist hauptsächlich fronto-medial von dem magnozellulären Kern gelegen und besteht aus kleinern Zellen, die sowohl in dorsaler als in ventraler Richtung Dendriten aussenden.

In dem Ganglion enden zwei Nervenbahnen, die eine kommt von der Außenseite, die andere von der Raphe-Seite der Oblongata.

Man hat ursprünglich gemeint, daß diese Fasern Wurzelfasern des Octavus seien, eine Auffassung, die jedoch aufgegeben ist, seitdem WALLENBERG bewies, daß nach Durchschneidung der Cochleariswurzel keine Degenerationen im Nucleus laminaris vorkommen und CAJAL und BOK nachweisen konnten, daß die Fasern, welche von außen, sowie von innen zu dem Kern kommen, Axonen von den Zellen des magnozellulären Kernes

[1]) Einen derartigen Verlauf von primaren Fasern in Begleitung von Sekundaren ist auch von WALLENBERG (Teleostier, Amphibien) wahrgenommen, und vom WINKLER (bei den Säugern).

sind, welche gekreuzt und ungekreuzt damit in Verbindung stehen, wobei die gekreuzten Fasern sich an den Dendriten der ventralen Seite und die ungekreuzten Fasern an denjenigen der dorsalen Seite des Nucleus laminaris verästeln.

Inzwischen steht der Nucleus magno-cellularis nicht nur mit dem Kleinhirn und dem Laminarkern in Verbindung.

Wallenberg fand nach Stichverletzungen dieses Kernes auch Fasern, welche sich nach mehr ventraler Ebene begeben und, nachdem sie Kollateralen an die gleichseitige Oliva superior abgegeben haben, sich auf der andern Seite der Oblongata in der *lateralen Schleife* weiter frontalwärts begeben.

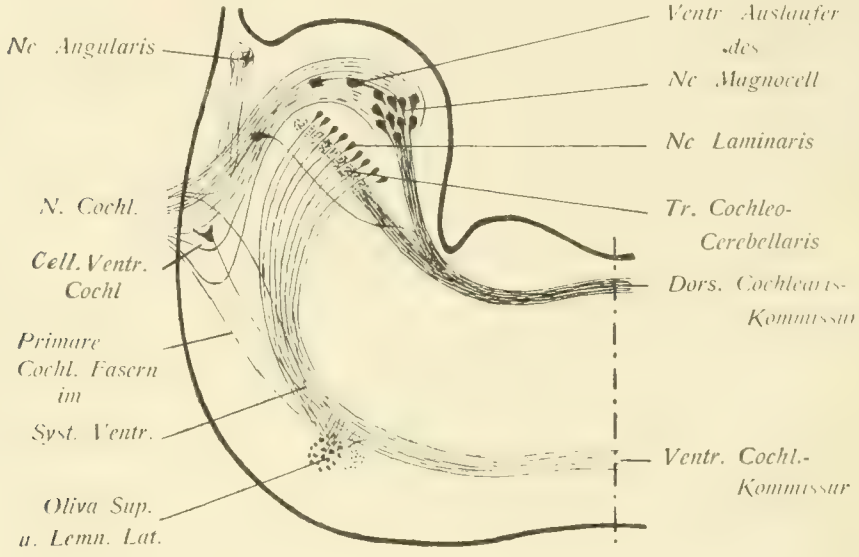


Fig. 189. Verlauf der primären und sekundären Cochlearisfasern beim Huhn. Schema n. Bok.

Die sekundären Verbindungen des Eckkernes sind weniger gut bekannt. Nur scheint es (Cajal) ziemlich sicher zu sein, daß auch dieser Kern gekreuzte (und ungekreuzte?) Axonen zu dem Laminarkern sendet, wenn deren Zahl auch bedeutend geringer ist, als die, welche aus dem magnozellulären Kern hervorgehen.

Außerdem konnte ich mit Sicherheit eine ganz erhebliche Zahl von äußeren Bogenfasern aus diesem Kern in die laterale Schleife verfolgen.

Auch aus dem *Laminarkern* selber entsteht eine Bahn, die als Zusatz zur lateralen Schleife (s. o.) zu betrachten ist: *Tr. lamino-mesencephalicus*. Sie entsteht senkrecht aus dieser Zell-Platte, wie dies (Boks Gesetz der stimulogenen Fibrillation gemäß) oft der Fall ist mit sekundären Bahnen. Ihre Fasern kreuzen in der ventralen Ebene der Oblongata, Kollateralen an die Oliva superior abgebend, um alsdann an dem lateralen Rand des

Bulbus entlang zum Corpus posticum aufzusteigen (dorsaler Abschnitt des Nucleus lateralis mesencephali der Vögel: Wallenberg), alles in ähnlicher Weise, wie wir es bei den Krokodiliern bereits gesehen haben.

Die eigentümliche Stellung des *Nucl. laminaris* in der Anatomie der Octavuszentren der Reptilien und Vögel läßt uns die Frage stellen: Ist dieser Kern mit einem Kern des im allgemeinen bekannteren Octavus komplexes der Säuger zu homologisieren? Cajal hat in sehr scharfsinniger Weise versucht, diese Homologie aufzufinden und meint, in dem Nucleus laminaris die Vorstufe der obern Nebenolive der Säuger sehen zu dürfen, deren zelluläre Elemente damit insofern übereinstimmen, daß es ebenfalls nicht große, fusiforme Zellen sind, die an beiden Seiten Dendriten aussenden (was übrigens auch für die obere Hauptolive gilt). Dabei hat auch die mediale Nebenolive eine flache Form. Wir wissen aber nicht — wie Cajal selber bemerkt — ob die mediale Nebenolive aufsteigende gekreuzte Fasern in die laterale Schleife sendet und ob ihre Axonen nicht viel eher absteigende Neuronen sind. Die Homologie wird denn auch von Cajal nur als Möglichkeit gegeben, nicht als Sicherheit. Überdies ist bei den niedersten Säugern keine, oder wenigstens keine lamellenförmige Nebenolive anwesend.

In der *Oliva superior* der Vögel kann man, gerade wie bei den Reptilien, zwei Abschnitte unterscheiden, einen dorsaleren Abschnitt und einen ventraleren. Der dorsale Abschnitt bildet den kaudalsten Teil dieses Körpers und ist meistens der größte. Er entspricht dem hintern obern Abschnitt der Reptilien-Olive, hat aber bei den Vögeln — mit Ausnahme der Laufvögel — bereits eine etwas mehr ventrale Lage eingenommen, obschon er noch — wie bei den Reptilien — in dem bogenartig verlaufenden Anfangsstück der lateralen Schleife liegt (vergl. Fig. 241 und 259).

Der dünnere ventrale Abschnitt, der sich im Gegensatz zu dem erstgenannten in dem ventralen Tegmentum ansammelt (Fig. 189), kann damit durch einen dünnen Ausläufer verbunden sein, aber auch davon getrennt bleiben (vergl. hierzu auch Tafel III). Dieser Teil erstreckt sich bei manchen Vögeln recht weit vorwärts in den longitudinal verlaufenden Abschnitt der lateralen Schleife.

An derselben Stelle, aber mehr frontal auf der kaudalen Grenze des Mittelhirns, treten in der lateralen Schleife wieder neue graue Massen auf, die aber wenig erheblich sind: Nuclei lemnisci lateralis.

Die Zellen der obern Olive (sowie wahrscheinlich diejenigen der lateralen Schleifenkerne s. u.) senden ihre Axonen in das umgebende Grau des Tegmentum Bulbi und übermitteln wahrscheinlich Gehörreflexe an die umgebenden retikulären Elemente. Längere aufsteigende oder absteigende Bahnen geben sie nicht ab.

Ein *Nucl. Corporis trapezoides* (siehe Säuger) ist bei den Vögeln bis jetzt nicht nachgewiesen. Da er bei den niedrigsten Säugern aber bereits vorhanden ist, besteht die Möglichkeit, daß er sich in dem ventralen Teil der Schleife — nahe der Kreuzung des Corpus trapezoides — aus großen retikulären Elementen der Vögel anhäuft.

Man findet bei den Vögeln dorsal in dem Anfangstück der lateralen

Schleife ein beträchtliche Menge ganz großer Zellen, und es scheint mir sehr plausibel, daß diese — wie auch die Olive — sich später weiter ventral verlagern (Neurobiotaxis).

Eine analoge Erscheinung findet man auf mehr frontaler Ebene insofern, als die großen Elemente des Nucl. reticularis superior dort sowohl bei den Reptilien als bei den Vögeln, eine Tendenz aufweisen, sich der Schleife zu nähern (VAN HOEVELL, vergl. Fig. 306 und Fig. 309).

Es handelt sich dann um eine Verlagerung retikulärer Elemente nach sekundär sensiblen Systemen.

Das Octavussystem der Säuger.

Bevor ich dazu schreite, die zentralen Verhältnisse bei den *Säugern* zu beschreiben, will ich auch hier etwas von der peripheren Verästelung des N. octavus mitteilen, weil dies zum richtigen Verständnis seiner Verbindungen notwendig ist und weil es öfters bei der Beschreibung und auch bei der Deutung der zentralen Verhältnisse unterlassen wird.

Ebenso wie bei den anderen Vertebraten ist die Verteilung des N. octavus bei den Säugern so, daß er (im Meatus auditorius internus) einen Ramus anterior und einen Ramus posterior abgibt.

Erstgenannter Ast (auch als Ramus superior bezeichnet) entstammt dem Pars superior des Ganglion Scarpae und zieht zu der Ampulla anterior und Ampulla externa (hor.) und zum Utriculus. Außerdem fand VOIT — und OORT konnte dies bestätigen — ein Bündelchen davon zu der Macula Sacculi (vergl. Fig. 190) ziehend.

Der Ramus posterior oder inferior besteht aus zwei Teilen. Ein Teil, der dem Pars inferior der Ganglion Scarpae entstammt, begibt sich zu der Ampulla posterior und zu dem Sacculus; der andere Teil, dessen Ganglienzellen in der Cochlea selber liegen, innerviert die Membrana basilaris Cochleae.

Die Crista neglecta — bei Echidna und Maulwurf von ALEXANDER, bei den übrigen Säugern von BENJAMINS nachgewiesen, (der darauf hinweist, daß sie auch hier durchaus den Character einer Crista hat) — wird ebenfalls vom R. posterior innerviert (nicht angegeben in Fig. 190).

Die Ästchen für die Ampulla posterior und den Sacculus können zu einem gemeinschaftlichen, sogenannten Ramus medius verbunden sein (s. Fig. 190).

Der Ast zu der Membrana basilaris wird als R. cochlearis oder Ramus posterior Sensu strictiori bezeichnet.

Beim Kaninchen und bei der Katze wurde, von OORT, eine phylogenetisch sehr interessante Verbindung (Fig. 190 bei *) gesehen von dem Ganglion Sacculi mit dem R. cochlearis, indem ein Ast des genannten Ganglions sich dem Cochlearis zufügte, gewissermaßen eine Erinnerung an den Zustand bei den Fischen, wo der Ramulus Lagenae (aus dessen Entwicklung der Ramus Cochleae entsteht) noch ein Ast des Ramus Saccularis ist.

Indessen kommt eine Papilla Lagenae [1]) und also auch eine Ramulus Lagenae unter den Säugern nur noch bei den Monotremen vor (ALEXANDER); bei den höheren Säugern nicht mehr.

Weshalb die Lagena, bei den meisten niederen Wirbeltieren, auch bei den Vögeln, so gut entwickelt, bei den meisten Säugern fehlt, ist eben so unbekannt wie deren Funktion.

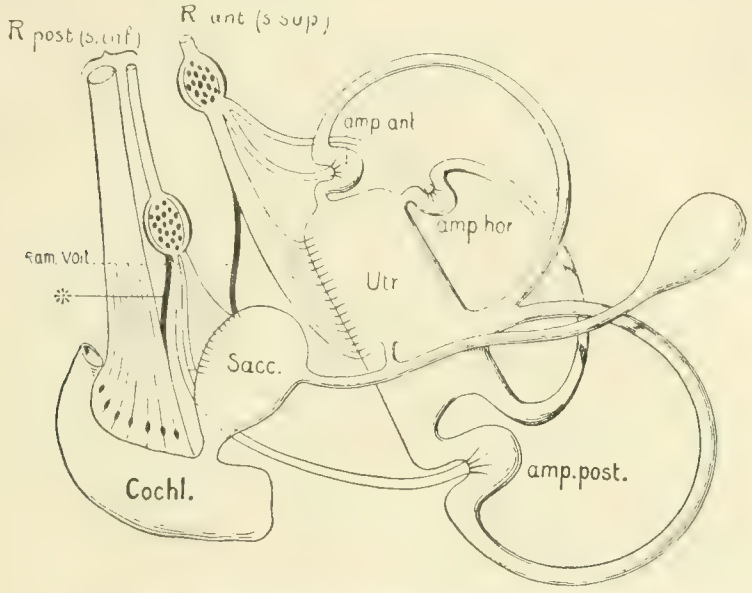


Fig. 190. Schema zur Verastelung des Nervus octavus beim Kaninchen, n. OORT.

Der R. anterior, welcher die Macula utriculi versorgt, gibt Seitenäste ab an die beiden vorderen Ampullen, außerdem den kleinen Zweig an die Macula sacculi (VOIT). Der R. posterior, teilt sich in zwei Aeste. Der Zweig, welcher sich zur Macula sacculi begibt, innerviert außerdem die Ampulla posterior. Von diesem selben Zweig geht außerdem noch ein kleines Bündel ab *, welches mit dem Nerv. cochlearis zur Cochlea verläuft. Dieses Bündel stellt demnach eine Verbindung zwischen den Gebieten des Nerv. cochlearis und des Nerv. vestibularis dar.

Wie sich der Ramus Sacculi und der Ramus Ampullae posterioris zentral vorhalten, ob deren Fasern sich dort den Vestibularis-Endigungen zugesellen oder mit der Cochlearis-Wurzel verlaufen, darauf werde ich bei der Besprechung der zentralen Verhältnisse näher eingehen.

Die *Vestibulariswurzel* tritt als *Radix anterior* etwas frontal von der Cochleariswurzel ein, zugleicherzeit etwas dorsaler.

[1]) Zwar spricht man in der Anatomie des menschlichen Hörapparates von einer Lagena Cochleae, hiermit ist aber nur die Spitze der Schnecke gemeint. Also ein rein topographischer Begriff.

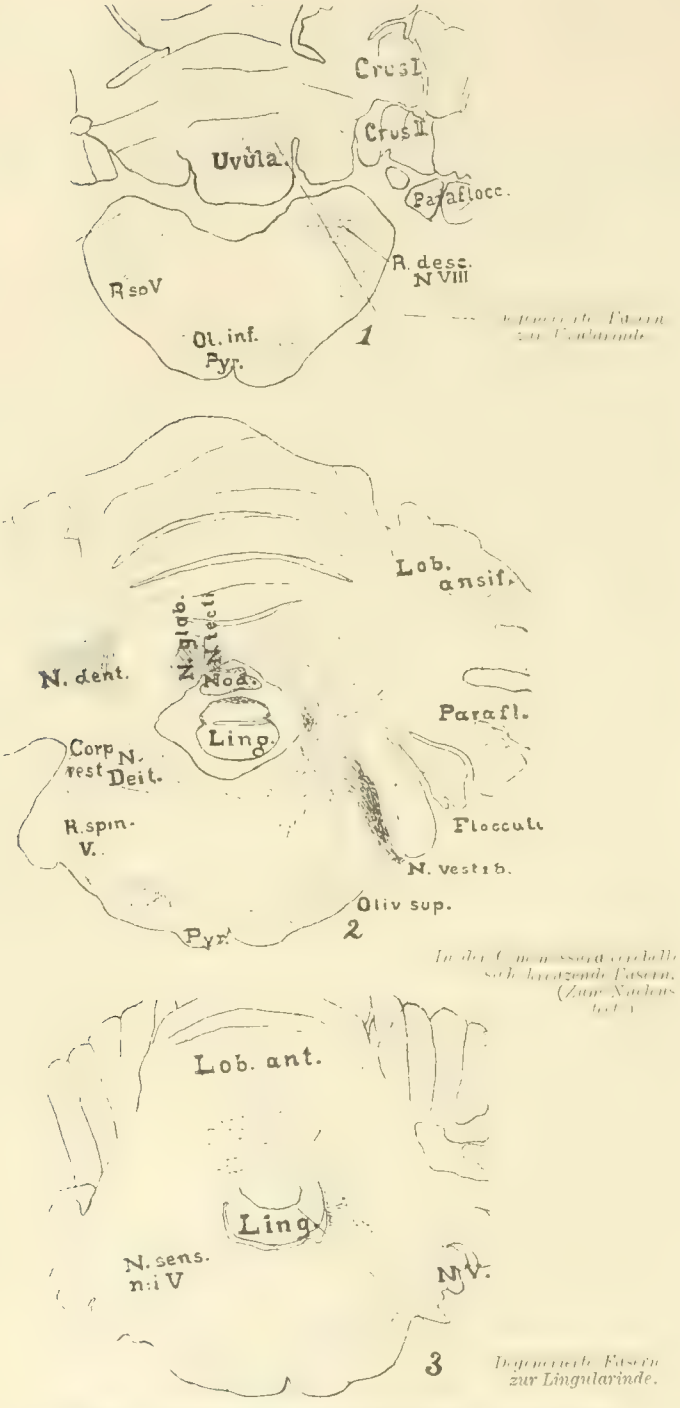


Fig. 191. Degeneration der vestibularen Wurzelfasern. Marchipreparate von dem Kleinhirn nebst Medulla oblongata einer Katze; n. S. INGVAR.

Schnitt 2 liegt auf dem Niveau der Eintrittsstelle des N. vestibularis; 1 und 3 stellen Schnitte resp. nach hinten und nach vorn vom Schnitt 2 vor.

Man beachte in Schnitt 2 den Faserzug, der zum Flocculus geht. Außerdem sind hier zahlreiche Fasern in der Rinde des Nodulus und der Lingula zu sehen, welche Lobuli einander sehr nahe liegen.

Ihre zentralen Verbindungen sind bei den Säugern weniger kompliziert als bei den Vögeln, was wohl damit zusammenhängt, daß bei fliegenden Tieren besonders hohe Ansprüche an diesen Apparat gestellt werden.

Die Zahl der Kerne, welche man darin bei den Säugern unterscheidet, ist geringer.

Der bei den Vögeln (Reptilien und Teleostiern) auf seinem Eintrittsniveau gelegene *Tangentialkern* (der sich kennzeichnet durch den löffelartigen Kontakt von direkten Wurzelfasern mit seinen Zellen) ist bei den Säugern nicht nachgewiesen, es sei denn, daß die spärlichen interstitiellen Zellen (Sala, Cajal) als solche zu deuten sind.

Eine geringe Zahl der Vestibularisfasern kreuzt bei den Säugern. Schepman konnte bei einer Kongenital tauben Katze, deren Vestibularis von de Kleyn durchschnitten war, dorsal und ventral kreuzende Fasern beobachten (Fig. 198), die aber nicht sehr zahlreich waren.

Die dorsalen kreuzenden Wurzelfasern entsprechen dem transversalen Vestibularisbündel Cajals.

Die ventral kreuzenden Fasern entsprechen den vestibulären Trapezkörper-Fasern Winklers (vergl. S. 428)

Die übrigen Vestibulariswurzelfasern teilen sich bald nach ihrem Eintritt in den Bulbus durch Bifurkation in zwei Äste: einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast.

Vom *aufsteigenden Bündel* gehen Fasern direkt zum Zerebellum (Edinger, van Gehuchten, Cajal, Thomas). Sie durchqueren den Nucleus Bechterew, an den sie Kollateralen abgeben, und gelangen medialwärts vom Corpus restiforme zum Zentrum medullare des Kleinhirns.

Ingvar (vergl. Fig. 191) hat zeigen können, daß die Endigung dieser Fasern außerhalb im Nucleus Tecti nur in der Rinde bestimmter Zerebellum-Abschnitte stattfindet: nämlich in derjenigen des Nodulus, der Uvula, der Lingula und des Flocculus. Es gibt somit im Säuger-Zerebellum einen ringförmigen Basalabschnitt, der direkte vestibuläre Einflüsse erhält und so zu sagen die vestibuläre Basis für das übrige Kleinhirn bildet.

Als Kern der *aufsteigenden Vestibulariswurzel* ist der Bechterewsche *Kern* (Nucleus vestibularis superior) zu erwähnen, welcher, in der frontalen Fortsetzung des Deitersкernes gelegen, an der Übergangsstelle von Oblongata und Kleinhirn zwischen Ventrikelwand und Corpus restiforme vorkommt.

Der Nucleus Bechterew, der seinen größten Umfang bei den Primaten und beim Menschen erreicht [1]), erhält zahlreiche Kollateralen jener Wurzel, welche sich um ihre Zellen verästeln.

[1]) Er wird hier auch wohl als Nucleus angularis bezeichnet, weil er medial an der seitlichen Ecke des vierten Ventrikels liegt. Dieser Name ist jedoch irreführend, weil der Nucl. angularis der Vögel, der ganz lateral an der Peripherie des Bulbus liegt ein primärer Cochleariskern ist (siehe Fußnote auf S. 405).

Die Axonen dieser Zellen verlaufen teilweise rückwärts und gesellen sich gekreuzt und ungekreuzt den Bahnen des Deiterskernes (s. u.) zu.

Leidler hat aber nachgewiesen, daß nur sehr wenige Fasern aus ihm in das hintere Längsbündel übergehen und sich zum Oculomotorius (und Trochleariskern?) derselben Seite begeben. Auch genügt eine Schädigung dieses Kernes allein nicht, um erhebliche Störungen der Augenmotilität zu verursachen.

Der Bechterewsche Kern steht vielleicht mit dem Flocculus (Flocculusstiel Obersteiners) in Verbindung, von dem er zahlreiche Fasern zu empfangen scheint.

Der *Tr. angularis* Löwys, worin jene Fasern verlaufen, enthält auch zerebellipetale Komponenten, welche wahrscheinlich dem Triangulariskern entstammen. Sogar beim Wal sind solche Fasern erwähnt (von Hatschek und Schlesinger), obschon dort der Triangularkern (s. u.) entsprechend dem kleinen Labyrinth dieser Tiere (Gray) nur wenig entwickelt ist.

Das *absteigende Vestibularisbündel* biegt lateral vom Deiters*kern* kaudalwärts um, sendet zahlreiche Kollateralen in diesen Kern hinein und splittert sich während seines Verlaufes allmählich um ziemlich große polygonale Zellen auf, welche es begleiten (*Kern der absteigenden VIII Wurzel*).

Die Art, wie seine Kollateralen um die Zellen des Deiterskernes sich verästeln, ist eine sehr intime und erinnert gewissermaßen an die Art und Weise, wie die Kletterfasern (ebenfalls teilweise Vestibularisfasern) im Kleinhirn sich um die Dendriten der Purkinjezellen schließen.

Mittels des Deiters *Kernes* (der auch eine große Anzahl von zerebellaren Fasern aufnimmt; Lewandowsky u. A.) werden seine Reize (mit solchen aus dem Kleinhirn korreliert) auf beiden Seiten des Rückenmarkes übertragen, wo sie teilweise in dem Fasc. longitudinalis centralis, teilweise im Vorder-Seitenstrang verlaufen (*Tr.* Deiters *descendens*).

Die absteigende Wurzel selber ist kaudalwärts zu verfolgen, bis zu einem Kern, der lateral vom Burdachschen Kern und medial von dem Hinterhornrest liegt.

Dieser Kern, (zuerst von Blumenau erwähnt) welcher sich durch größere Zellen von dem Burdachschen Kern unterscheidet (mit dessen vorderm Abschnitt er verbunden ist), ist mehr als Kern von Monakow (S. 213) bekannt. Er dürfte statische Reize des Vestibular-Apparates mit stereognostischen Impulsen der Hinterstrangkerne vermitteln und hat sich, wie diese, aus dem medialen Grau der Hinterhornbasis, der er noch bei den Vögeln eingeschlossen ist, herausdifferenziert.

Von Monakow konnte nachweisen, daß die Zellen jenes Kernes ihre Axonen in das motorische Gebiet der Umgebung senden, namentlich auch des Rückenmarkes.

Wie weit sie sich dabei ausdehnen, ist bis jetzt nicht mit Sicherheit

nachgewiesen, nur weiß man, daß die gleichseitigen Zellen dieses Kernes nach Halbseitendurchtrennung des Rückenmarkes degenerieren (v. Monakow).

Außer um die Zellen des Deiterskernes, des absteigenden Kernes und des Monakowschen Kernes sendet die absteigende Wurzel eine große Zahl von Kollateralen in eine Zellmasse, die wir bei den Vögeln in dieser

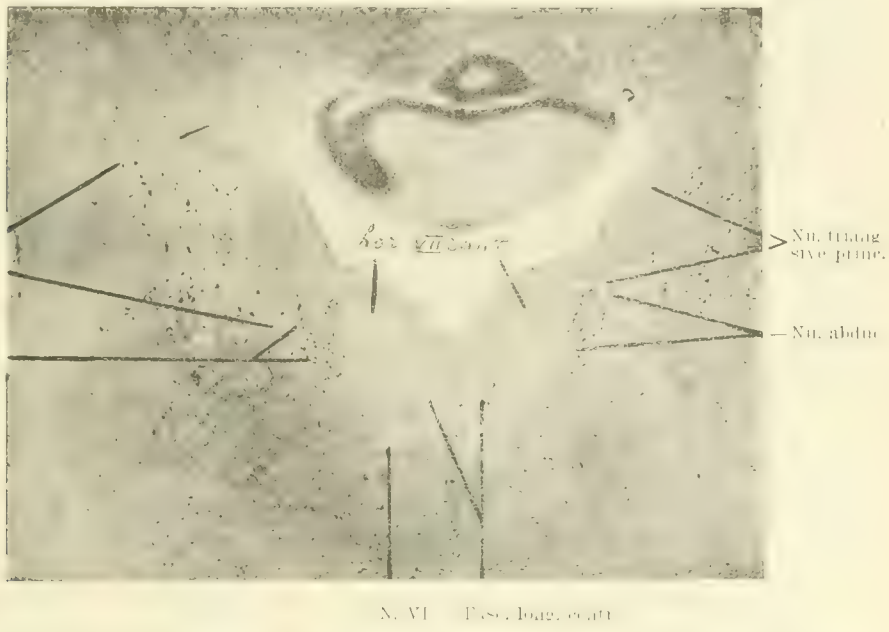


Fig. 192. Deiterskern und Nucl. triangularis (principalis) vestibuli beim Kaninchen.

Lage und Größe noch nicht vorfanden [1]) und die als kleinzelliger *Vestibulariskern, Nucl. principalis* oder *Nucl. triangularis dorsalis* bezeichnet ist.

Derselbe dehnt sich dorsal und medial vom Deiterskern bis zum Boden des vierten Ventrikels aus und läßt sich bis weit nach hinten verfolgen (bis zum Anfang des Hypoglossus-Kerns).

Seine medialen Zellen sind die kleinsten. Die lateralen sind bedeutent größer und haben eine ausgesprochen polygonale Gestalt. Dieses Verhalten erinnert uns an dasjenige, welches zwischen dem Nucleus piriformis der Vögel und dem mehr lateralen Nucleus vestibulo-cerebellosus (Fig. 186) besteht und (auch weil sonst keine Homologie jener Kerne bei den Säugern nachzuweisen sind) ware es möglich, daß wir diese in dem Nucleus triangularis dorsalis zurück finden.

[1] Nach Gordon Holmes kommt eine Andeutung dieses Kernes bei den letztgenannten Tieren vor in der grauen Substanz nahe dem Ventrikel. Jedenfalls wäre er dann sehr klein. Mir ist es nicht gelungen, ihn an jener Stelle nachzuweisen.

Außerdem soll (nach Bruce) der Nucleus triangularis (ebenso wie der Nucl. vestibulo-cerebellosus der Vögel) aufsteigende zerebelläre Verbindungen aufweisen, wie auch Hatschek und Schlesinger (s. o.) angeben.

Von einigen Autoren sind sogar aufsteigende Verbindungen des Nucleus triangularis speziell mit der Uvula und dem Nodulus beschrieben, was im Einklang stehen würde mit der oben erwähnten direkten Zerebellarverbindung des N. vestibularis in diesen Teilen (Ingvar, Fig. 191).

Inzwischen sind nähere Untersuchungen über die phylogenetische Entwicklung des Nucleus principalis vestibularis sehr erwünscht und sind die aufsteigenden zerebellären Verbindungen sicher nicht die einzigen und wichtigsten eferenten Neuriten jenes Kernes.

Andere Neuriten begeben sich in den *Abducenskern* (der offenbar unter Einfluß dieses Kernes und des dorsalen Abschnittes des Deiterskernes seine, bei manchen Säugern so auffallende, dorsolaterale Verlagerung erfährt; vergl. das folgende Kapitel). Vielleicht sind die Ursprungszellen jener Fasern dem Nucleus quadrangularis der Vögel homolog (S. 407).

Bevor ich die zentralen Verbindungen der *R. cochlearis* bespreche, werde ich in Kürze die Frage berühren, ob die Fasern der Ampulla posterior und des Sacculus, welche diese Wurzel peripher begleiten, sich beim Eintritt in die Oblongata von der Wurzel abspalten, oder ob dieselben auch zentral mit den Cochlearisfasern auf einer größern oder kleinern Strecke zusammen bleiben.

Ich möchte dazu folgendes mitteilen:

Sowohl bei der Katze, als beim Kaninchen treten die hintern ampullären und die sakkulären Fasern im Anschluß an den Ramus Cochlearis, also mit der Radix posterior in die Oblongata. Zentral aber divergieren die Fasern. Während der größte Teil der Radix posterior im Ganglion ventrale und im Tuberculum acusticum endet, treten eine Anzahl Fasern direkt um das Corpus restiforme herum in einen lateralen Ausläufer des Nucl. triangularis (eines vestibulären Kernes) ein.

Bereits Cajal hat darauf hingewiesen, daß Fasern der Radix posterior, welche direkt an dem Corpus restiforme entlang, das Gebiet des Deiterskernes und der zentralen retikulären Substanz erreichen, und Brouwer fand bei einer kongenital tauben Katze, bei der die primären akustischen Kerne ganz fehlten, einen Teil der Striae acusticae, unmittelbar auf dem Corpus restiforme, erhalten, was er ebenfalls für möglich erachtet durch die Deutung dieser Fasern als vestibuläre Elemente.

Daß es sich hierbei tatsächlich um Sacculus- oder Ampulla posterior-Fasern handelt, wird dadurch bewiesen, daß bei Abtragung der Cochlea dieser Teil der Fasern der Radix posterior unversehrt bis in den Vestibularkern verfolgt werden kann (Winkler).

Noch ein zweites Argument wird von Winkler hierfür angegeben.

Während nämlich beim Menschen der Vestibularis bereits in einem 23 cm langen Embryo myelinisiert wird und der Cochlearis erst bei 28 cm, erhält ein Teil der Radix posterior — und zwar auch wieder nur der tiefere, gegen das Corpus restiforme gelegene Abschnitt — auch bereits sein Mark beim 23 cm Embryo.

Zugunsten dieser Deutung spricht auch, daß SCHEPMAN bei der schon oben genannten kongenital tauben Katze nach Labyrinthextirpation degenerierte Fasern fand, welche, kaudal von der Radix anterior eintretend, sich um das Corpus restiforme lagern und, wahrscheinlich dichotomisiert, in den Nucleus triangularis und in das Zerebellum eintreten.

Es ist also nicht zu bezweifeln, daß auch bei den Säugern die Radix posterior, ebenso wie bei den Reptilien und Vögeln, kein reiner Cochlearisnerv ist, wenn auch die Zahl der wirklichen Cochlearisfasern darin sehr zugenommen hat.

Ob aber die sacculären und hinteren ampullären Fasern zentrale Endigungen besitzen, welche übereinstimmen mit cochleären Endigungen, ist also fraglich, um so mehr, als auch bereits bei Reptilien von BECCARI nachgewiesen wurde, daß die vestibulären Komponenten der Radix posterior dieselben Verbindungen haben als die R. anterior (s. S. 401).

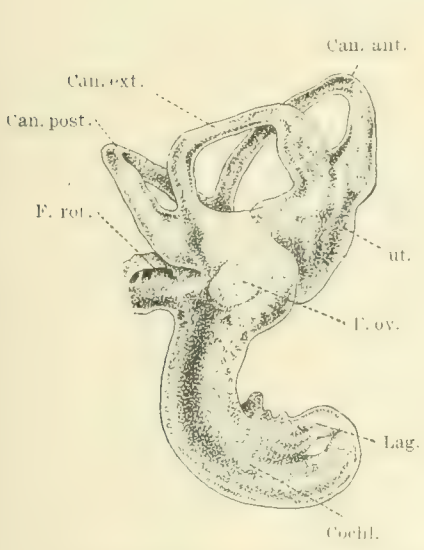


Fig. 193 A. Labyrinth von Echidna n. GRAY

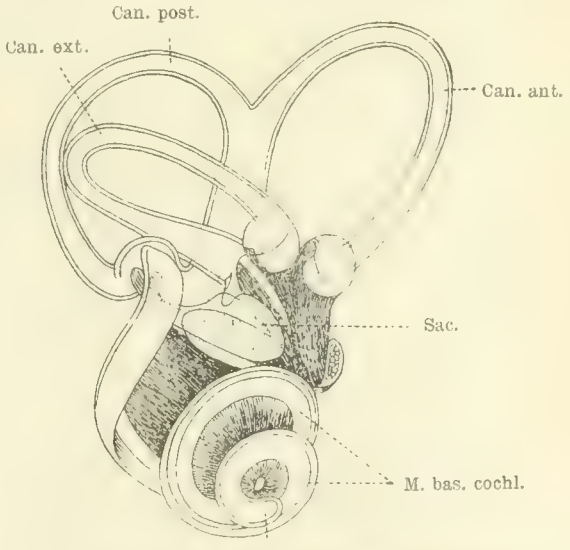


Fig. 193 B. Vom Kaninchen n. RETZIUS

Man beachte die geringe Entwicklung der Cochlea beim Echidna.

Finden wir übrigens in dem gemischten Charakter der Radix posterior einen direkten Anklang an das Verhalten bei den Submammaliern, namentlich auch bei den Vögeln, so ist die Homologie der Cochleariskerne bei Vögeln und Säugern nicht so leicht aufzufinden.

Nur das Studium der niedersten Säuger ist imstande, uns den Einblick in sie zu erleichtern.

Ich werde daher zuerst die zentralen Verhältnisse beschreiben, wie sie bei den Monotremen und einigen Marsupialiern vorkommen.

Schon der periphere Octavusapparat dieser Tiere weist eine erheblich einfachere Entwicklungsstufe des cochleären Abschnittes auf als bei den höheren Säugern, indem die nicht oder kaum gewundene Cochlea, welche (bei Echidna) auch noch eine Papilla Lagenae führt, viel mehr an das Verhalten bei Vögeln erinnert (vergl. Fig. 193 A mit Fig. 185).

Die zentralen Verhältnisse bei Echidna sind am besten studiert worden von Kölliker und Schepman, während wir bezüglich der Marsupialer wertvolle Angaben besitzen von Holmes und Stokes.

Schepman konnte bei Echidna zwei Cochleariskerne nachweisen, einen *großzelligen Kern* (Fig. 194 A), mit dem *deszendierenden Ast* des Cochlearis verbunden, und einen Kern mit spindelformigen Zellen (wie diejenige des *Nucleus angularis* der Reptilien), welcher mit der *aufsteigenden Bifurkation* jener Wurzel verbunden ist (Nu. dors. cochl. Fig. 194 B).

Der *Nucleus magnocellularis* endet nach vorn in zwei Spitzen, wovon eine lateral vom Corpus restiforme, die andere medial davon liegt (Fig. 194 A). Der Spindelzellkern aber liegt ganz medial (Fig. 194 B).

Dieses Verhalten findet man wieder bei den Marsupialiern.

Gordon Holmes hat darauf hingewiesen, daß, ebenso wie bei den Vögeln und Reptilien, bei Macropus die kochleären Kerne größtenteils medial vom Corpus restiforme liegen und nicht, wie bei den höhern Säugern, lateral oder ventral davon.

Bedenken wir nun, daß der Nucleus dorsalis cochlearis u. a. aufsteigende Cochlearisfasern empfängt und also wahrscheinlich das Homologon des Nucleus angularis der Vögel bildet (womit auch seine Zellform übereinstimmt), dann fällt es uns auf, daß die Lage dieses Kernes beim Opossum insofern eine Übereinstimmung mit derjenigen bei den Vögeln darbietet, daß auch bei den Vögeln der Eckkern von zerebellären Fasern von der Peripherie getrennt wird (vergl. S. 410).

Wir finden also in diesem Verhalten eine große Stütze für unsere Annahme einer Homologie zwischen Eckkern und dem sog. dorsalen Kern des Tuberculum acusticum der Säuger.

Noch wichtiger sind die Verhältnisse beim Opossum in bezug auf den großzelligen „ventralen" Cochleariskern der Säuger (Fig. 195 A und B).

Dieser Kern verdankt, wie wir weiter unten sehen werden, seinen Namen „ventraler" Cochleariskern bei den Säugern der Tatsache, daß die große Mehrheit seiner Zellen tatsächlich bei den meisten, fast allen Säugern eine sehr ventrale Lage einnimmt, ja größtenteils als Säckchen an der ventrolateralen Peripherie des Bulbus nach außen hängt (Fig. 196 und 198).

Diese ventrale, teilweise sogar extrabulbäre Lage des „ventralen" Cochleariskernes der Säuger macht es auf den ersten Blick schwierig, in ihm, ein Derivat des Nucleus magno-cellularis der Vögel, Reptilien und Amphibien zu erkennen, weil letztgenannter Kern eine gänzlich dorsale Lage in

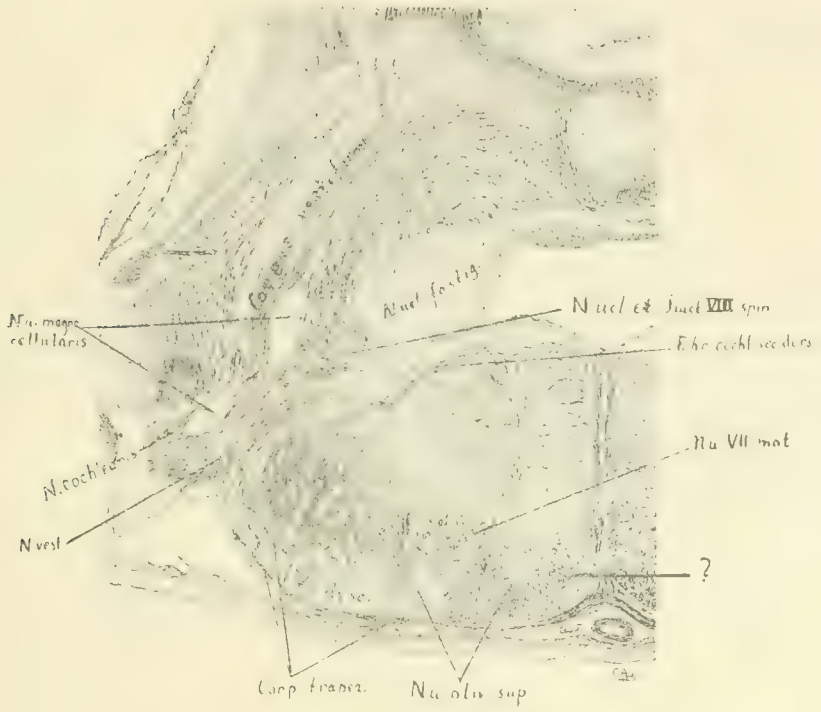


Fig. 194 A.

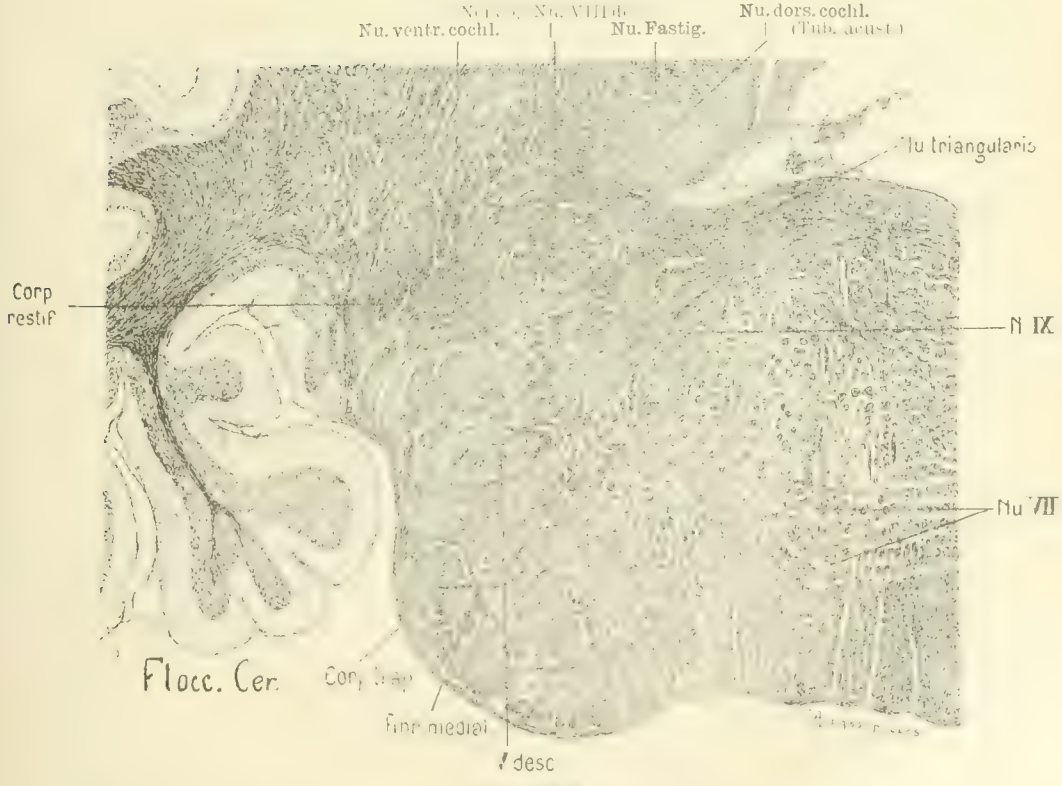


Fig. 194 B.

Fig. 194 A und B. Die Verbindungen der R. Cochlearis bei Echidna n. SCHELLMAN.

der Oblongata hat, und *gerade deshalb ist es wichtig, zu konstatieren, daß bei den niedersten Säugern die Lage dieses Kernes auch noch größtenteils eine mehr mediale und dorsale ist* (Fig. 195 A und B: Nu. ventr. R. Cochl.).

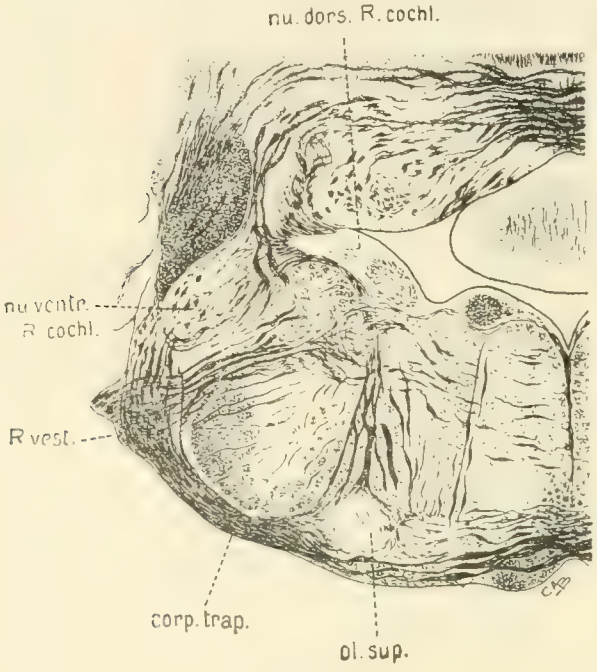


Fig. 195 A.

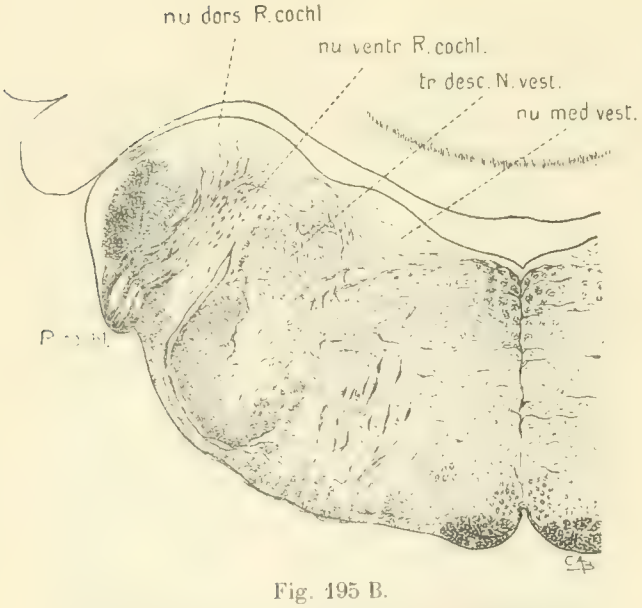


Fig. 195 B.

Fig. 195 A und B. Verhalten der Octavuskerne beim Opossum, n. STOKES.

Nur der hintere Abschnitt jenes Kernes ist auch bei den Aplazentaliern etwas nach unten verlagert. Vergleicht man die Abbildungen, welche ich hier vom Opossum und von der Fledermaus (Fig. 195 und Fig. 196) gebe, dann fällt sofort der Kontrast auf und sieht man, welch eine wichtige Zwischenstufe diese Tiere für unsere Kenntnis dieses Verhaltens bilden.

STOKES ist geneigt, die mehr und mehr nach außen hin neigende Lage des ventralen Cochleariskernes bei den höhern Säugern der Tatsache zuzuschreiben, daß der Bulbus bei den höhern Tieren eine stets zunehmende Zahl von Strukturen enthält, welche dadurch diesen Kern nach außen drängen sollten und den ventralen Cochleariskern gewissermaßen seinen eintretenden Fasern entgegentreten lassen.

Ich kann diese Erklärung nicht annehmen, weil aus rein mechanischen Gründen nicht einzusehen ist, weshalb die Dislozierung gerade den Cochleariskern trifft, und weshalb dieser gerade in seine Wurzel hinein sich verlagert. Ich bin vielmehr geneigt, in der Verlagerung des ventralen kochleären Kernes bei den Säugern eine Erscheinung von Neurobiotaxis zu sehen, welche die Zellen in die Richtung der ihnen zustrebenden Reize verlagern läßt und dadurch Anlaß gibt, daß dieser Kern wie STOKES es richtig ausdrückt, in die Wurzel hinein (d. h. dem zugeführten Reiz entgegen) wandert, welche bei Säugern viel größer ist als bei Vögeln.

Diese Erklärung stimmt auch völlig mit der Tatsache überein, daß die Verlagerung des ventralen Kernes nach außen nicht am stärksten bei denjenigen Säugern ist, deren Bulbus am meisten mit neuen Strukturen kompliziert wird, d. h. bei den höchsten Affen und beim Menschen, sondern bei denjenigen, bei denen infolge der stark entwickelten Cochlea (Fig. 193 B) die Cochlearisreize die zahlreichsten sind, d. i. bei den Chiropteren, Rodentiern und Karnivoren (auch beim Wal). Die Verlagerung des magnozellulären Cochleariskernes ist sogar am stärksten bei Fledermaus und Wal, obschon dort die innere Oblongata auf einer relativ niedern Stufe der Entwicklung steht (Fig. 196).

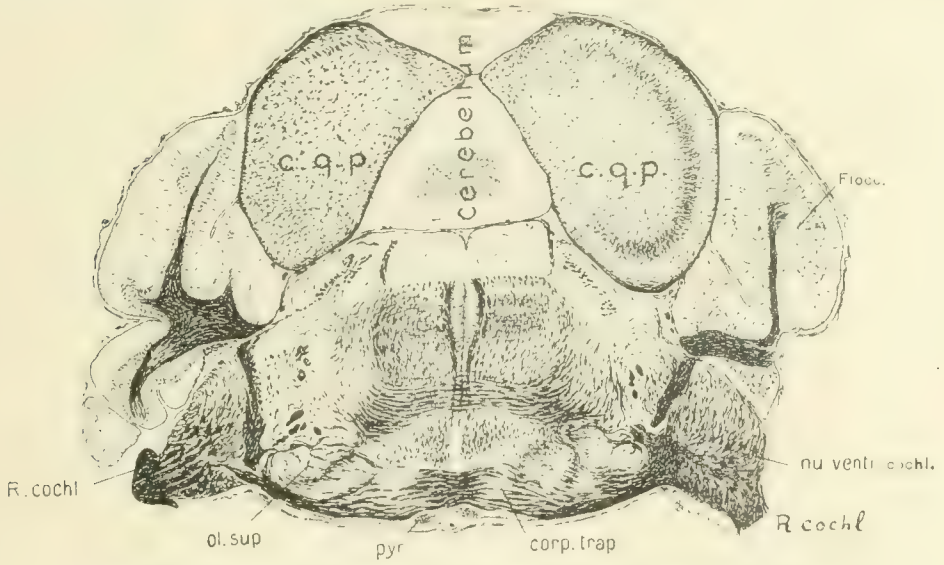


Fig. 196. Ventraler Cochleariskern, corpus trapezoides, Oliva superior, und Corpora quadrigemina posterior (c. q. p.) bei Vesperuga noctula.

Die Verlagerung des magno-zellulären Cochleariskernes, seiner Wurzel entgegen, hat einen Einfluß auf die Nomenklatur der Octavuswurzeln bei den Säugern gehabt, welche ich gleich im Anschluß hieran erwähnen muß.

Wir sind nämlich gewohnt, die hintere Wurzel des Octavus (welche die kochleären Fasern enthält) bei den Reptilien und Vöglen auch wohl

als *dorsale Wurzel* zu bezeichnen, weil sie dort dorsaler als die vordere oder vestibuläre Wurzel eintritt, welche deshalb auch ventrale Wurzel genannt wird.

Bei den meisten Säugern ist dieses Verhalten durch die ventrolaterale Verlagerung des magnozellulären Kernes geändert, indem die ventrale Aussackung so weit geht, daß der Eintritt des R. cochlearis oder R. posterior in das zentrale Grau tatsächlich ventraler gekommen ist als der Eintritt der vordern oder vestibulären Wurzel, und man deshalb in der Säuger-Anatomie die hintere oder kochleäre Wurzel als ventrale Wurzel und die vordere oder vestibuläre Wurzel als dorsale Wurzel bezeichnet.

Wir finden also, daß die oben erörterte Lageveränderung der zentralen grauen Substanz eine topographische Veränderung in dem Verhalten der Wurzeleintritte hervorgebracht hat.

Auch der *vordere Cochlearis Kern* — der Eckkern bei den Reptilien und Vögeln — bei den Säugern als *Tuberculum acusticum* bezeichnet — erfährt eine Umgestaltung bei den Säugetieren, indem er sich auf Kosten des dorsalen Oblongatagraus vergrößert und eine noch stärkere Tendenz zur Oberflächenbildung aufweist. Diese Vergrößerung rührt nach SCHEPMAN von demselbem Grau her, aus dem auch das Corpus pontobulbare (siehe Kap. VII, Fig. 406) hervorgeht. Er erstreckt sich bei manchen Tieren (Katze) über den großzelligen Ventralkern hinaus (Fig. 197).

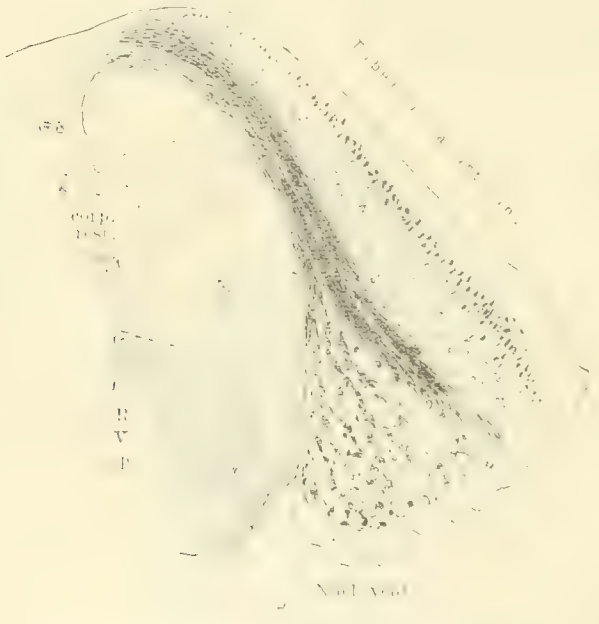


Fig. 197. Das Tuberculum acusticum und der Nucl. ventralis VIII in ihrem gegenseitigen Verhalten b. d. Katze; n. Fusi.

Wir werden jetzt sehen, daß auch der innere Verlauf der Wurzel im Zusammenhang mit der Verlagerung und dem Wachstum der Kerne, speziell aber unter Einfluß ihrer Vergrößerung sich bei den Säugern ändert.

Die Ausdehnungsverhältnisse der zentralen Cochleariskerne lassen sich bei denjenigen Säugern, bei denen sie am deutlichsten entwickelt sind, kurz folgendermaßen beschreiben:

Der *dorsale* Kern, das Tuberculum acusticum, der Säuger (Homologon

des Nucl. angularis der Vögel), sowie der *ventrale* Kern (Homologon des Nucl. magno-cellularis der Vögel) sind beide außerordentlich vergrößert, der dorsale oder Eckkern nach hinten, der ventrale oder magnozelluläre Kern auch etwas nach hinten, aber namentlich nach vorne, sodaß beide Kerne im Gegensatz zu den meisten Vögeln, teilweise auf denselben Querschnitten vorkommen, noch weit kaudalwärts vom Octavuseintritt.

Es ist deshalb wichtig, dies zu betonen, weil wir bei den Vögeln den Eckkern nur in Verbindung mit aufsteigenden Fasern der Radix posterior sahen und bei den Säugern sehen, daß dieses Verhalten sich geändert hat, indem das weit nach hinten sich ausdehnende Tuberculum acusticum selbstverständlich auch eine Menge von deszendierenden Fasern enthält.

Umgekehrt geht die frontale Vergrößerung des magnozellulären — hier ventralen — Kernes mit der Tatsache zusammen, daß ein Teil der Wurzelfasern, die in ihm enden, einen aufsteigenden Charakter hat.

Diese beiden Punkte sind wohl zu betonen, weil man sonst erwarten könnte, daß die Verhältnisse der aufsteigenden und nicht aufsteigenden Fasern der Radix posterior bei den Säugern in bezug auf die homologen Kerne dieselben sein müßten wie bei den Vögeln, und es deutlich ist, daß die Lageveränderungen und erheblichen Ausdehnungen dieser Kerne das Verhalten der Wurzelfasern sogar teilweise umkehren.

Nach dieser Auseinandersetzung, welche zur Aufklärung des scheinbar gegensätzlichen Verhaltens der erwähnten Wurzelfasern bei Säugern und Nicht-Säugern notwendig ist, werde ich nunmehr ganz kurz die Verbindungen des N. Octavus beschreiben, wie sie sich im allgemeinen bei den Säugern vorfinden.

Diese, sind in den Hauptzügen folgende: Nahe der Stelle, wo die *Radix posterior* in die Oblongata eintritt (Fig. 196), liegt der ventrale oder magnozelluläre Kern, in dessen Areal sich die Wurzel durch Dichotomie in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast teilt.

Die Endigungsweise dieser beiden Äste ist verschieden.

Die meisten Endfasern des aufsteigenden Astes haben Heldsche Körbchen als Endigungsweise (Cajal) und enden hauptsächlich in dem ventralen Kern, während die absteigenden Fasern sich aufsplittern in perizellulären Plexussen, hauptsächlich in dem Tuberculum acusticum.

Nach Held und Winkler weist der Gehörnerv auch noch andere Endigungen auf, und zwar sollen Fasern desselben direkt zu sonst überwiegend sekundären Zentren gehen, z. B. direkt durch das Corpus trapezoïdes in die Oliven (vergl. auch die Vögel, S. 411).

Ein zweiter Punkt, auf den namentlich der letztgenannte Autor hingewiesen hat, ist die Verbindung der Radix cochlearis mit Zentren, welche sonst hauptsächlich der R. vestibularis dienen.

Obschon prinzipiell eine nähere Verwandtschaft zwischen Cochlearis-

und Vestibularisendungen sich auf Grund phylogenetischer Tatsachen nicht ausschließen läßt, muß man hierbei zunächst die Möglichkeit in Betracht ziehen (auch auf Grund von WINKLERS eigenen Angaben), daß die Radix posterior-Fasern, welche zu sonst überwiegenden Radix anterior-Kernen gehen, dem Sacculus oder der Ampulla posterior entstammen, und somit nicht als cochleäre, sondern als vestibuläre Fasern zu betrachten sind.

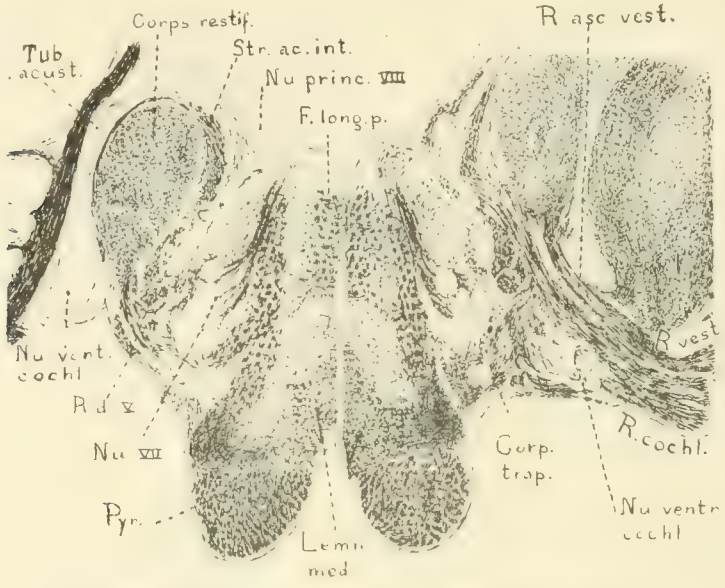


Fig. 198. Eintritt des N. VIII beim Menschen (rechts). Links: der Nu. ventralis Cochleae und das Tub. acusticum.

Indessen hat WINKLER auch wirkliche Cochlearisfasern in den dorsomedianen Abschnitt des DEITERSkernes eintreten sehen, wie bestätigt wurde von SCHEPMAN (vergl. auch S. 402).

Schließlich ziehen einige Cochlearisfasern in das Corpus trapezoïdes, sonst ein überwiegend sekundäres Gehörssystem.

Von den *sekundären Fasern der Cochleariskerne* sind diese, aus dem magnozellulären ventralen Kerne kommenden Fasern, die auffallendsten.

Während diese sekundären Fasern aber bei den Vögeln, entsprechend der dorsalen Lage des magnozellulären Kernes bei den Vögeln, wesentlich ein dorsales System von kreuzenden Fasern darstellen, finden wir bei den Säugern die sekundäre Bahn des ventralen Kernes in ventraler Lage, und bildet dieselbe das *Corpus trapezoides*, welches sich bald in die laterale Schleife frontalwärts begibt, aber, wie zuerst von WINKLER nachgewiesen und von INGVAR und SCHEPMAN bestätigt wurde, nebst cochleäre, auch vestibuläre Wurzelfasern enthält (s. Fig. 191: 2).

Diese ventrale Lage der sekundären Cochlearisbahnen ist sicher einerseits eine Folge der ventralen Verlagerung des magnozellulären (ventralen)

Kernes, anderseits dürfte sie auch zu stande kommen infolge einer intimern Korrelation ihrer Fasern und Kollateralen mit dem ventralen Tegmentum, worauf das Vorhandensein eines kleinen ventralen Olivenabschittes bei den Vögeln bereits hinwies.

Die ventrale Verlagerung der sekundären Cochlearisbahn nimmt allmählich zu in der Säugerreihe.

So findet man bei Echidna, mit einem noch wenig entwickeltem ventralen Kerne das Corpus trapezoides nur als einen dünnen Beleg gegen den Außenrand der Oblongata. Viel deutlicher ist dort die dorsale Kreuzung (Schepman). Schon Didelphys aber hat eine kräftige ventrale Kreuzung, während die dorsale Kreuzung dort sehr wenig entwickelt ist.

Die ventrale Trapezoidkreuzung, der sich auch Fasern aus dem Tuber-

Fig. 199. Secundare Acusticus-faserung bei der Katze.

culum acusticum zugesellen, bildet aber bei den höheren Säugern nicht den einzigen Bestandteil des Lemniscus lateralis. Auch hier strömen von der dorsalen Seite Fasersysteme in ihn ein, und zwar zwei (Fig. 199): erstens Fasern der dorsalen oder Monakowschen Kreuzung; zweitens solche der intermediären oder Heldschen Kreuzung.

Die Fasern, welche die *dorsale* oder Monakowsche Kreuzung der lateralen Schleife darstellen, entstammen dem Tuberculum acusticum und begeben sich als Striae Monakow, über das Corpus restforme oder direkt unter dem Boden des vierten Ventrikels entlang zur Raphe, wo sie direkt ventral vom Fasciculus longitudinalis centralis (s. posterior) zur Kreuzung übergehen.

Es ist hierbei zu betonen, daß die sog. *Klangfasern* des Ventrikelbodens (der

Klangstab Bergmanns oder Striae medullares acusticae (Piccolomini, Fig. 136) mit dem Gehör nichts zu tun haben.

Es handelt sich dabei ganz oder hauptsächlich um Verbindungen des Kleinhirns mit den Nuclei arcuati.

Auf mehr frontalen Ebenen laufen die Fasern der Monakowschen Kreuzung mit den ventral kreuzenden Fasern zusammen in der lateralen Schleife.

Ein Bündel von sekundären Fasern, welches in seinem Verlaufe eine Zwischenstufe zwischen den dorsalen Monakowschen Fasern und den ventralen Trapezoidfasern einnimmt, sind die Fasern des Heldschen oder *intermediären Bündels*, welche aus dorsalen Abschnitten des ventralen Kernes stammend und über das Corpus restiforme hin verlaufend, darnach in ventrale Lage kommen und die Raphe etwa zwischen der dorsalen Kreuzung und dem Corpus trapezoides überschreiten, um sich dem letztern anzuschließen.

Während also die Kreuzung der sekundären akustischen Bahn bei den Vögeln größtenteils dorsal war, ist sie bei den Säugern über den ganzen Querschnitt der Oblongata verteilt, jedoch hauptsächlich ventral.

Auch die Zellgruppen, welche in den sekundären akustischen Fasersystemen vorkommen, haben eine ventrale Verlagerung erfahren.

Der lamelläre Kern der Reptilien und Vögel ist gemäß der ventralen Verlagerung des magnozellulären Kernes und dessen Faserung, mit der er in Verbindung steht, ebenfalls in ventrale Ebene gekommen und wäre nach Cajal als *Oliva accessoria medialis* wiederzufinden.

Die Homologie der Nucl. laminaris mit der Nebenolive der Säuger halte ich keineswegs für sicher, um so mehr, als eine deutliche Nebenolive bei den niedersten Säugern fehlt.

Auch läßt sich bis jetzt nicht sagen, ob die mediale Nebenolive — wie der Lamellarkern der Vögel — gekreuzte Bahnen in das Corpus trapezoides und in die laterale Schleife sendet.

Die *Hauptolive* ist mit Kollateralen der sekundären akustischen Fasern verbunden und sendet kurze Neuronon zu den motorischen (Tensor Tympani, äußere Ohrmuskeln, M. Stapedius) und retikulären Zellen der Umgebung (Cajal). Die größte Olive wird denn auch gefunden bei den Tieren, bei denen die Gehörreflexe stark sind. Die Hauptolive liegt ganz ventral und ist stark vergrößert bei den Säugern. Bei manchen Säugern kann man noch eine Einteilung in zwei Teile darin vorfinden (Hoffmann).

Ob diese Teile korrespondieren mit den beiden Teilen, welche ich darin nachweisen konnte bei den Reptilien und Vögeln, ist bis jetzt nicht zu sagen.

Außerdem findet man bei den Säugern einen neuen Kern in der Gehörbahn eingeschaltet, dessen Homologon bis jetzt nicht bei niedern Vertebraten nachgewiesen ist, aber sich vielleicht aus retikulären Zellen der Umgebung gesammelt hat: den *Nucleus corporis trapezoides*, einen groß-

zelligen, median von der Nebenolive gelegenen Kern, dessen Axonen sich nach Kreuzung der lateralen Schleife zugesellen.

Von den Zellen der Oliven unterscheiden sich diejenigen dieses Kernes außer durch ihre Größe, auch durch ihre Gestalt (vergl. hierzu Fig. 22).

In dem weitern frontalen Verlaufe der lateralen Schleife zum Corpus posticum und Corpus geniculatum mediale des Mittelhirnes sind nochmals Anhäufungen grauer Substanz eingebettet, welche wir auch bereits bei niederen Tieren angedeutet fanden, die *Nuclei Lemnisci laterales*, wovon man einen oberen und einen untern Kern unterscheidet.

Ihre Axonen haben hauptsächlich eine Bedeutung für die Übermittlung der Reize auf das umgebende Gebiet, wohin sich ihre Neuriten sowohl gekreuzt als ungekreuzt begeben (die gekreuzten Fasern bilden einen Teil der sog. PROBSTschen Kommissur).

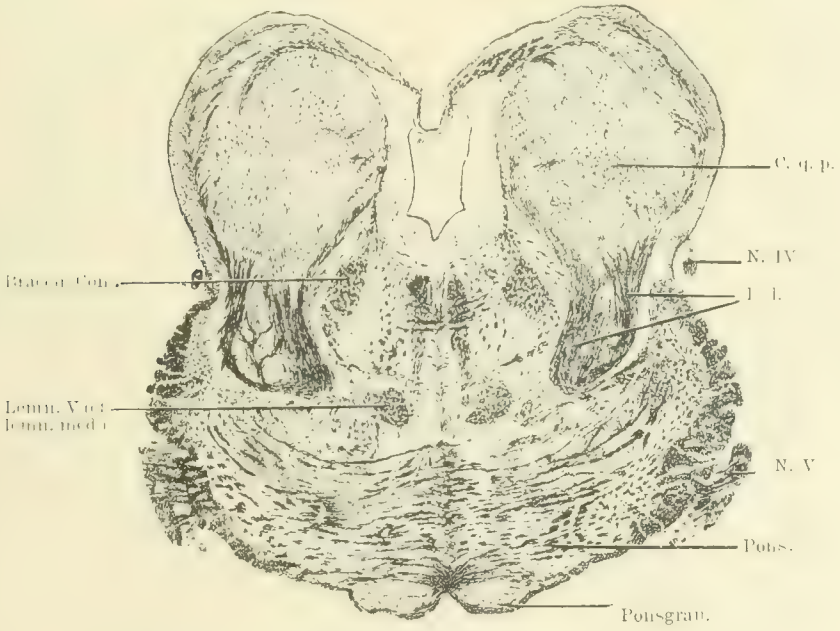


Fig. 200 A. Corpora quadrigemina posteriora (C. q. p.) und Laterale Schleife (L. l.) bei Phocaena communis.
Gezeichnet n. einem Präparat van JELGERSMA. L. l. = Lemniscus lateralis (in der links der obere Schleifenkern eingebettet ist).

Es verdient weiter Erwähnung, daß die großen retikulären Zellen des Isthmus: der Nucleus reticularis superior der Autoren, sich in dieser Gegend mit ihrem untern Abschnitt stark der lateralen Schleife genähert hat, sodaß man den Eindruck erhält, daß sie sich unter dem Einfluß von Reizen (Kollateralen?) der lateralen Schleife oder unter Einfluß darin liegender Schaltzellen in dieser Richtung verlagert haben.

Nach seinem weiteren frontalen Verlaufe endet die laterale Schleife im Mittelhirn an zwei Kernen, dem *Corpus quadrigeminum posterius* (oder *Corpus posticum* (Fig. 200 A) und dem *Ganglion geniculatum mediale* (Fig. 200 B).

Von diesen beiden Kernen muß der zuletzt genannte m. E. als das Homologon des Ganglion Isthmi der niederen Tiere betrachtet werden, während der Kern des Corpus posticum das Homologon des Nucleus lateralis mesencephali der Vögel, des Corpus posticum der Reptilien, des Torus semi circularis der Fische ist.

Das *Corpus posticum* ist bei den Säugern viel stärker entwickelt als bei den Nichtsäugern und wölbt sich hinter dem optischen Zweihügel als zwei Höcker hervor, wodurch das Mittelhirndach dieser Tiere nun als ein Vierhügeldach zu bezeichnen ist.

Bei den meisten niedern Mammaliern sind die Corpora quadrigemina posteriora bedeutend kleiner als die vordern Zweihügel (bei Marsupialiern, Ungulaten z. B.). Bei anderen Tieren (Carnivora, Cetacea) sind sie jedoch eben so groß (Fig. 200 A) oder größer.

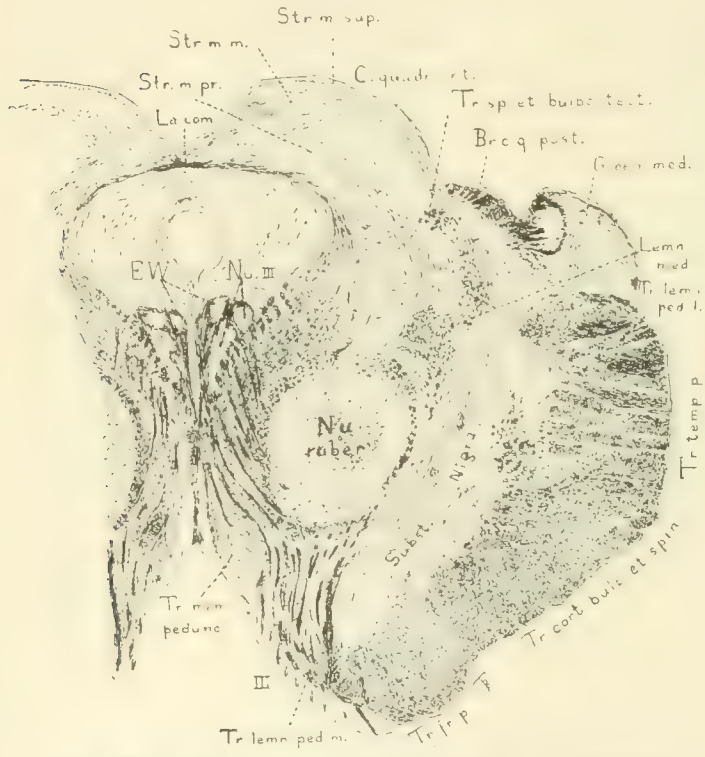


Fig. 200 B. Schnitt durch den Hirnstamm des Menschen auf dem Niveau des Ganglion geniculatum mediale.

Das zweite akustische Ganglion des Mittelhirnes, das *Corpus geniculatum mediale*, ist dem Gangl. Isthmi gegenüber viel weiter nach vorne gelagert. Es verhält sich bei den Säugern dem Corpus posticum gegenüber wie das Ganglion geniculatum laterale zum Corpus anticum: es ist der Projektionskern zum Vorderhirn (Fig. 200 B).

Man sieht denn auch, daß es größer wird in der steigenden Reihe der Säugetiere, je nachdem die Rindenprojektion des Octavus (auf der ersten Temporalwindung, oder dessen Homologon) sich vergrößert.

Schließlich möchte ich noch bemerken, daß, obschon eine Teilnahme der Vestibularis-Kerne an dem Aufbau der lateralen Schleife bis jetzt bei

den Säugern nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist, wir keinen genügenden Grund haben, anzunehmen, daß nur die Gehörreize sich auf dem Mittelhirn projizieren.

Die ganze Phylogenese des Octavus-Systemes weist darauf hin, daß zwischen den Endorganen, den peripheren Nerven und zentralen Endstellen des Vestibularis und des Cochlearis eine größere Verwandtschaft besteht als bis jetzt im allgemeinen realisiert wurde. Daß auch der Projektionsweg zum Mittelhirn, (dessen mediale Geniculatum-Verbindung ein Zweig ist), ein sehr altes System ist, wurde in diesem Kapitel öfters betont. Fanden wir ihn doch bereits bei Haien und Knochenfischen in starker Ausbildung.

Mögen dort auch die Kerne der Lateralnerven viel zu seinem Aufbau beitragen, auch beim Frosche, wo diese Nerven fehlen und die Gehörsfasern in dem N. Octavus nur äußerst spärlich sind, ist die laterale Schleife zu groß, um ihre Ausbildung nur auf die Gehörskerne beziehen zu können.

Schließlich möchte ich darauf hinweisen, daß auch die Physiologie rhythmischer Bewegungen eine funktionelle Verwandtschaft zwischen Cochlea und Vestibulum wahrscheinlich macht.

In dieser Hinsicht möchte ich eine interessante Wahrnemung von Hornbostels [1]) über melodischen Tanz erwähnen, worin betont wird, daß nicht nur die zeitliche Entfernung, sondern auch der Stärkegrad der Bewegungsimpulse dem Akzente der Musik entspricht und auch die Melodiebewegung Bewegungsimpulse und Bewegungsvorstellungen auszulösen vermag, so daß die Richtung der Körperbewegung, welche von einer Melodie ausgelöst wird, stets zusammenfällt mit der Bewegungsrichtung der Melodie: bei steigender Melodie haben wird die Tendenz, Kopf, Arm, Bein und Thorax zu heben, bei fallender Melodie die Gliedmaßen sinken zu lassen und auszuatmen. Die melodische Körperbewegung ist ebenso der adäquate Ausdruck der musikalischen Bewegung, wie die Melodiebewegung einen realen Bewegungsvorgang auszudrücken vermag.

Auch die Erfahrungen, die das Studium des Tanzes, der Marschmusik etc. uns gibt, alles weist darauf hin, daß zwischen Vestibularis und Cochlearis, jedenfalls insofern eine Verwandtschaft besteht, als beide Einfluß ausüben auf Muskelspannung.

Interessant ist auch die Theorie der Rumpfstände, aufgestellt von Rutz, später aufgenommen und vertieft von Sievers. Diese lehrt, das beim Hören von Musik, Gedichten und Prosa, je nach dem Temperament und der Art des Verfassers, ein anderer Stand des Rumpfes angenommen wird, durch jedemal andere Muskelspannungen.

Der Raum verbietete mir, hier tiefer in diese Materie einzudringen.

[1]) Zeitschrift der internationalen Musikgesellschaft, Jahrgang V. Heft 12, S. 482 bis 488 und briefliche Mitteilung des Verfassers.

Überblick über den Bau und die Verbindungen der Octavus- und Lateralorgane.

Während bei der Umbildung der vorderen Dorsalnerven von Amphioxus zu Oblongatanerven die Hinterwurzeln (mit Ausnahme des Trigeminus) eine Reduktion der Hautfasern aufweisen, finden wir anstatt dessen bei den Kranioten eine große Zahl von modifizierten Hinterwurzelfasern sich ausbilden im Anschluß an besondere Sinnesorgane, diejenigen der N. N. laterales und des N. Octavus.

Gerade wie die eigentlichen Branchialnerven verstärkt werden durch ektodermale Zusätze (Epibranchialplakoden, oder Kiemenspaltorgane) ist dies auch der Fall bei den Sinnesnerven obengenannter Organe, wie sich durch die Entwicklung von Lateral- und Labyrinthplakoden zeigt.

Schon das Auftreten derartiger Zusätze zu jenen sensiblen Nerven ist ein Hinweis auf die zusammengesetztere Natur jener Bildungen und ihre speziellen Funktionen, — in diesem Falle die Perzeption von Schwingungsverhältnissen umgebender Medien, welche bei Amphioxus noch von einfachen Sinnesnervenzellen, hier aber durch eine Kombination von Sinnesepithel und Nerven übermittelt werden.

Obschon die Wahrnemungen, welche von den Seitennerven und vom Nervus octavus übermittelt werden, nicht dieselben sind, und wir sogar in dem letztgenannten Nerven bei den höheren Tieren (vielleicht schon bei den niederen) zweierlei Art von Perzeptionen unterscheiden müssen, die rein protopathischen (vitalen) Perzeptionen des Gleichgewichtes und die mehr epikritischen (gnostischen) Perzeptionen des Gehörs, stimmen doch alle drei darin überein, daß sie *Vibrationsrezeptoren* sind, weil sie Schwingungen der umgebenden Medien direkt oder indirekt (durch eine Membran) perzipieren.

Auch anatomisch weisen ihre Endorgane eine große Verwandtschaft auf, indem bei allen dreien ein perzipierendes Epithel vorkommt, welches aus birnförmigen Sinneszellen besteht, die bedeutend kürzer als die umgebenden Stützzellen und mit einem langen Haar versehen sind.

Schließlich findet sich insofern eine Übereinstimmung, als die Endorgane in dem primitivsten Zustand ihrer Entwicklung mit der Außenwelt (dem Wasser) eine offene Kommunikation haben, welche sich bei weiterer Ausbildung schließt.

Auch zentral ist die Verwandtschaft dieser Vibrations-Rezeptoren deutlich ausgeprägt. Alle drei haben ihre Zentren in dem dorso-lateralen, somato-sensiblen Areal der Oblongata, entsprechend ihrer Herkunft von und Verwandtschaft mit Hautfasern.

Von diesen drei Rezeptoren sind diejenigen der *Lateralorgane* nur bei wasserlebenden Tieren vorhanden, die der *Cochlea* hauptsächlich bei luftlebenden Tieren, obschon wir wahrscheinlich annehmen dürfen, daß der

Sacculus (und die Papilla Lagenae?) der Fische bereits für Geräusche empfindlich ist. Nur der Vestibularapparat ist bei allen Vertebraten vorhanden.

Bei den kiemenatmenden Vertebraten: den Fischen, den perennibranchiaten Amphibien (während ihrer aquatilen Periode), sowie bei den caducibranchiaten Amphibien (während der larvalen Periode) findet man auf der Körperseite und am Kopfe die *Lateralorgane* (Kanalorgane, Lorinzinische Ampullen und bei den Torpidineen die Savischen Bläschen), welche longitudinale sinussoide Schwingungen der umgebenden Flüssigkeit perzipieren, deren Schwingungsfrequenz sehr gering ist (6 pro Sekunde) und unterhalb der Frequenz der akustischen Schwingungen (10—20.000 pro Sekunde) liegt. Sie dienen zur Orientierung beim Schwimmen (S. 368).

Diese Perzeption ist in dem dorsalsten Abschnitt der Oblongata lokalisiert, der mit einer Fortsetzung der Molekularschicht des Kleinhirns (Crista molecularis) bedeckt ist, was wohl beweist, wie eng die Funktion der Lateralorgane mit der Funktion des Kleinhirns verbunden ist.

Die zentrale Endigung der Lateralisfasern ist überwiegend gleichseitig und findet derartig statt, daß die Fasern des N. lateralis anterior, sowohl in der Oblongata aufsteigen als absteigen, während diejenigen des Lateralis posterior überwiegend bis zum Niveau des Lateralis anterior-Eintrittes aufsteigen und nur ein kleines absteigendes Wurzelbündel aufweisen.

Die Fasern des Nervus lateralis anterior. (welche die Kopfkanäle und eventuell die Lorenzinischen Ampullen und Savischen Bläschen) innervieren, enden teilweise (R. superior) in dem dorsalsten Abschnitt der Oblongata — Dorsalkern oder Lobus lateralis anterior —, teilweise (R. inferior) in einem unterhalb desselben gelegenen Gebiet, das als Mediankern oder als Lobus lateralis posterior bezeichnet wird, weil darin auch die Hauptmasse der Fasern des N. lateralis posterior (Körperseitenlinie) endet.

Letztgenannter Kern ist also als Korrelationskern der beiden N. N. laterales zu betrachten.

Außerdem steigen Fasern dieser Nerven bis zur Ansatzstelle des Auriculus (primitiver Flocculus) Cerebelli empor.

Die Endigung der Fasern findet sowohl statt um Körnerzellen, das innere Grau jener Kerne, als an größeren Zellen, deren Dendriten in die Crista molecularis hineinziehen.

Die Ausdehnung jener Crista, auch wohl als Crista cerebellaris bezeichnet, auf der Oblongata, hängt denn auch offenbar zusammen mit der Verästelung jener Nerven, weil sie bei jenen Tieren, wo die Lateralnerven fehlen (schwanzlosen Amphibien) nicht mehr auf der Oblongata anwesend sind.

Bei den Knochenfischen, läßt sich außerdem ein Bündel von ganz groben Lateralis-anterior Fasern verfolgen zu dem Tangential-Kern und der Mauthnerschen Zelle, welche sonst überwiegend Vestibularisreize aufnehmen.

Als sekundäre Verbindungen sind, außer den Axonen des genannten

Kernes und der Mauthnerschen Zelle, welche gemeinschaftliche aborale Bahnen darstellen (common final path), Bogenfasern zu erwähnen, die teilweise Reflexfasern des dorsalen Oblongataabschnittes bilden, teilweise als laterale Schleife aufsteigen und im Tegmentum, teilweise (bei den Plagiostomen) auch in dem Tectum des Mittelhirnes enden.

Dieses Mittelhirngebiet ist wesentlich als ein Korrelationsgebiet von vitalen statischen und vitalen optischen Reizen zu betrachten.

Der große Einfluß der Lateralnerven auf die Ausbildung jener Schleife bei den Fischen geht daraus hervor, daß bei den Tieren, welche große Lateralnerven haben, diese Schleife und deren Endgebiete und ihre Nebenkerne (Valvula Cerebelli) hypertrophieren (Mormyrus).

Bei den Fischen und wasserlebenden Amphibien besteht aber eine große Verwandtschaft zwischen der Endigung der Lateralnerven und derjenigen des Nervus Vestibularis.

Der *Nervus Octavus* weist bereits bei den niedern Vertebraten zwei Äste auf: einen vordern Ast oder *Ramus anterior* und einen hintern Ast oder *Ramus posterior*.

Der *Ramus anterior* — ursprünglich der ventralste bei seinem Eintritt in die Oblongata — führt in den meisten Fällen die Fasern der Ampulla anterior, Ampulla externa und des Utriculus.

Der *Ramus posterior* — ursprünglich derjenige, welcher am dorsalsten eintritt — führt bei den Fischen die Fasern der Ampulla posterior, der Crista neglecta, des Sacculus und der Papilla Lagenae.

Der Sacculus kann auch ganz oder teilweise von R. anterior innerviert werden.

Im Anschluß an die Lagena entwickelt sich bei den Amphibien die Papilla basilaris, welche der Anfang der Cochlea ist. Letztere wird bei den höheren Tieren so groß, daß weitaus die Mehrheit der Fasern des Ramus posterior dort von Cochlearisfasern gebildet wird.

Man nennt die ganze Hinterwurzel bei den Säugern manchmal „Radix cochlearis" und vergißt dabei oft, daß sie auch Fasern des Sacculus und der Ampulla posterior führt und, mindestens durch die letztgenannten, auch vestibuläre Funktionen leitet.

Interessant, in Hinsicht auf die Phylogenese der VIII-Verbindungen, ist auch der Nachweis, daß bei den Säugern sich ein Ästchen vom Sacculusganglion dem peripheren Verlaufe des Cochlearis beimischt.

Wir werden indessen sehen, daß die nicht cochleären Bestandteile der Radix posterior, schon von den Amphibien an, wesentlich den vestibulären Zentren zufließen.

Von den zentralen Verbindungen der Radix anterior und des R. posterior zeigen sich diejenigen der Radix anterior als die konstantesten, während diejenigen des Radix posterior in Übereinstimmung mit der

Entwicklung der Cochlea am meisten in der Phylogenese verändern.

Die eigentlichen vestibulären Verbindungen sind im Prinzip bei allen Vertebraten einander ziemlich ähnlich: die Mehrheit dichotomiert.

Die *aufsteigenden Fasern* reichen bei allen Tieren bis zur Kleinhirnbasis und deren Dachkern. In diesem aufsteigenden Vestibularisbündel sind der Nucl. vestibulo-cerebellosus (Vögel) und der Bechterewsche Kern (Säuger) die wichtigsten Kerne.

Die *absteigenden Fasern* ziehen bis ins Rückenmark (Amphibien) oder bis zum Übergangsgebiet zwischen Oblongata und Rückenmark, wo sie den Bahnen nahe kommen, welche die Statik des Körpers beherrschen, was namentlich bei den Säugern seinen Ausdruck findet in der Entwicklung des Monakowschen Kernes im Anschluß an den Burdachschen Kern.

Mehr örtliche Endigungen des Nerven werden von dem Deiterskern dargestellt, dessen Homologon bei allen Vertebraten vorhanden ist und von großen retikulären Elementen gebildet wird, die sich bei höhern Vertebraten mehr und mehr zu einem einheitlichen Kern sammeln, wovon bei den Reptilien eigentlich bloß der frontale Abschnitt besteht, dem sich aber bei Säugern kaudal eine große Anzahl Zellen anfügen.

Der Deiterskern darf aber nicht als ein spezifischer Vestibulariskern betrachtet werden, weil er auch viele zerebellofugale Fasern und Kollateralen des Tr. spino-cerebellaris dorsalis aufnimmt und seine Axonen also korrelierte Reize des Rückenmarks (und der Augenmuskelkerne) übermitteln (final common path).

Dasselbe gilt für die Verbindungen der Mauthnerschen Zelle bei den Fischen, wovon auch noch bei den geschwänzten Amphibien ein Homologon sich vorfindet. Diese Zelle überträgt Vestibularis-, Lateralis- und-Trigeminus Reflexe zu den Kernen der Schwanzmuskulatur.

Weiter findet sich bei den Fischen, Reptilien und Vögeln noch der *Tangentialkern* Cajals, welcher ebenfalls hauptsächlich aborale Reflexe leitet.

Der *Nucl. principalis* oder *triangularis Vestibuli* ist aber nur mit Sicherheit bei den Säugern nachgewiesen und dient vielleicht (nur?) für feinere Augenmuskel-Koordinationen, während er vielleicht auch aufsteigende Fasern zum Zerebellum schickt.

Bei Säugern ziehen auch Fasern in das Corpus trapezoides hinein.

Die Veränderungen, welche die zentralen Verbindungen der *Radix posterior* erleiden, sind natürlich viel größer und gehen der Entwicklung der Cochlea parallel. Da dieselbe am engsten mit der *Lagena* [1]) der *Fische* verwandt ist, ist es wichtig, daß wir die Endigung der Lagenafasern bei

[1]) Eine einfache Ausdehnung der Lagena ist die Cochlea aber nicht, denn die Lagena, welche bis zu den niedersten Säugern neben der Cochlea bestehen bleibt, führt einen Otolith. Bei Vögeln kann man aber sehen, daß die Membrana tectoria eine Fortsetzung der Lagena-otolith ist.

diesen Tieren kennen und wissen, daß dieselben in dem dorsalsten Abschnitt der Oblongata stattfindet.

Bei den *Amphibien* schon, wo sich auch bereits eine wirkliche Papilla basilaris Cochleae findet, ist in diesem dorsalsten Abschnitt der Oblongata ein Kern nachweisbar, welcher die dorsalsten Fasern der R. posterior aufnimmt, und, zweifellos als Cochleariskern betrachtet werden darf: der *Nucleus magno-cellularis Cochleae*, welcher auf einem ziemlich kaudalen Niveau liegt. Ob ein zweiter Cochleariskern bereits bei den Amphibien auftritt, ist fraglich; jedenfalls ist dies nicht mit Sicherheit konstatiert.

Als sekundärer Kern des akustischen Systemes ist hier die „Oliva superior" zu bezeichnen, deren genaue Verbindungen noch weiterer Untersuchung bedürfen.

Die übrigen Fasern des R. posterior der Amphibien sind vestibulärer Natur. Sie ziehen an dem magnozellulären Kern vorüber und enden in ventraleren Ebenen, wo auch die Fasern des R. anterior enden.

Bei den *Reptilien* sind in den kochleären Fasern der R. posterior bereits zwei Kerne und Fasersysteme erkennbar.

Das hintere System zieht dort ebenfalls zu dem Nucl. magnocellularis, der hier, namentlich bei den Krokodilien, bereits viel größer geworden ist als bei den Amphibien, und, wie dort, ganz dorsal liegt.

Ein nach vorne abzweigender Faserzug zieht jedoch zu einem Kern, welcher auf einem viel frontaleren Niveau liegt, etwa hinter der Stelle, wo das Zerebellum aus der Oblongata hervorgeht und der als *Eckkern* bezeichnet ist.

Dieser — ebenfalls akustische — Kern ist kleiner und besteht auch aus kleinern, spindelförmigen Zellen.

Vereinzelte Cochlearisfasern stehen schließlich in Verbindung mit dem Deiters-Kern, sonst wesentlich ein Vestibularer-Endkern.

Angesichts des schon bei den Amphibien wahrgenommenen Verhaltens ist es nicht befremdend, daß die nicht kochleären Bestandteile des R. posterior (die Fasern des Sacculus und der Ampulla posterior) auch bei den Reptilien an dem magnozellulären Kern vorüberziehen, obschon vielleicht ein Teil derselben (siehe Vögel, sacculäre Fasern?) in dem magnozellulären Kern endet.

Als sekundäre und tertiäre akustische Kerne der Oblongata sind bei den Reptilien der Nucleus laminaris und die Oliva superior zu nennen.

Der erstgenannte Kern liegt dorsal, vor und etwas medial von dem magnozellulären Kern und dehnt sich weit nach vorn aus.

Die Oliva superior liegt teilweise dorsal, teilweise ventral in der Oblongata und ist in der, hier teilweise aus den Nuclei magno-cellularis und angularis, teilweise aus dem Nucleus laminaris [1]) stammenden Bahn zum Mittelhirn (lateralen Schleife) eingeschaltet.

[1]) Wo dieser vorkommt, d. h. bei den Eidechsen und Krokodilen.

Bei den *Vögeln* ist das Verhalten der Cochleariskerne ähnlich wie bei den Reptilien, aber viel deutlicher ausgeprägt.

Die Hauptmasse der Fasern der R. posterior endet in dem dorsalen *magno-zellulären* Kern, der hier wieder größer ist als bei den Reptilien.

Der vordere, mehr kleinzellige *Eckkern* ist inzwischen auch gut entwickelt, sehr viel deutlicher als bei den Reptilien, und liegt an derselben Stelle wie beim Alligator, medial von Corpus restiforme.

Die Radix posterior enthält jedoch auch hier, neben seinem kochlearen Bestandteil, Fasern der Ampulla posterior und des Sacculus.

In dem magnozellulären Kern zieht vielleicht auch ein Teil der non-cochleären Elemente der R. posterior.

Aus beiden Kernen gehen Schleifenfasern hervor, aus dem magnozellularen Kern außerdem solche zum Kleinhirn.

Der sekundäre Nucl. laminaris ist ähnlich aber größer als beim Alligator und erhält sekundäre, gekreuzte und ungekreuzte Fasern der beiden primären Cochleariskerne, während er solche in die Schleife schickt.

Die Oliva superior liegt bei den Vögeln noch teilweise dorsal, größtenteils schon ventraler, in der lateralen Schleife eingeschaltet und dient offenbar für bulbäre Reflexe.

Überblickt man schließlich das Verhalten des cochleären Systemes der *Säuger*, und vergleicht man es mit demjenigen der Vögel und Reptilien, dann sehen wir viele übereinstimmende Punkte und einige ganz charakteristische Differenzen.

Die Übereinstimmungen liegen in der Anwesenheit von zwei Cochlearis-Endkernen, den sekundären Bahnen, welche diese Kerne mit Olive und Nebenolive (Nucl. lamin.) verbinden und dem Aufsteigen solcher Bahnen zum Mittelhirn.

Eine quantitative Differenz, die mit dem größern Umfang der Cochlea zusammenhängt, liegt in der Ausbildung des kleinen Eckkerns zu dem viel großeren *Kern des Tuberculum acusticum* der Säuger, welcher sich über eine viel größere Strecke der Oblongata und auch seitlich weiter ausdehnt.

Auffallend ist auch die Vergrößerung und namentlich die ventrale Verlagerung des ursprünglich dorsal gelegenen magnozellulären Kernes, hier als *ventraler Kern* bezeichnet.

Eine Zwischenstufe zeigen Echidna und Opossum, wo dieser Kern, wie auch derjenige des Tuberculum acusticum noch teilweise wie bei Submammaliern, medial vom Corpus restiforme und also auch mehr dorsal liegt.

Die starke ventrale Verlagerung des Nucl. magno-cellularis bei den höhern Säugern zu einem Nucl. ventralis ist zweifellos eine Erscheinung der Neurobiotaxis, eine Verlagerung der Zellen in der Richtung der Reize, welche durch die enorme Vergrößerung der Cochlea so sehr zugenommen haben.

Sie führt zu großen Konsequenzen für die Konstellation der übrigen Cochlearisbahnen, indem nun auch die aus diesem Kern hervorgehende gekreuzte sekundäre Bahn (im Gegensatz zu der dorsalen Kreuzung aus dem Tuberculum acusticum) ventral zu liegen kommt (Corpus trapezoïdes), ebenso wie der mit dieser sekundären Bahn in Verbindung stehende *Nucl. olivaris accessorius medialis*, welcher dem ursprünglich dorsalen Nucl. laminaris der Reptilien und Vögel entsprechen dürfte.

Auch die in diese sekundäre Faserung eingeschaltete Hauptolive liegt bei den Säugern in ihrer Totalität ventral und ist außerdem viel stärker entwickelt, als bei den niederen Tieren.

Diese Verhältnisse bei den Saügern lassen sich schließich alle aus der Vergrößerung des peripheren akustischen Apparates erklären und aus der dieser entsprechenden vermehrten Reizzufuhr zum *Nucl. magnocellularis*, welcher sich mit allen seinen sekundären Annexen ventral verlagert, während der kleine Eckkern der Vögel lateral über das Ganglion ventrale auswächst und beide Kerne sich in antero-kaudaler Richtung stark vergrößern.

Es sei noch erwähnt, daß dies sogar einen Einfluß auf die Eintrittshöhe der beiden VIII Wurzeln hat.

Während bei allen Tieren unter den Mammaliern R. anterior und R. ventralis synonym waren, ebenso wie R. posterior und R. dorsalis, hat bei den Säugern der R. posterior oder Cochlearis einen ventraleren Eintritt als der R. anterior oder vestibularis erhalten.

Dies kommt daher, daß durch die neurobiotaktische Verschiebung des magnozellulären Cochlearis-Kernes, dieser in die Wurzel hinein gewachsen ist, und die Vereinigungsstelle von R. cochlearis und Oblongata daher bedeutend ventraler gekommen ist.

Schließlich sei betont, daß auch bei den Säugern die Radix posterior, nicht nur als Gehörsnerv aufzufassen ist, weil auch dort neben dem Ramus cochlearis die ältesten Bestandteile der R. posterior: die Äste zur Ampulla posterior und zum Sacculus — noch in dieser Wurzel verlaufen und somit bei deren Eintritt in die Medulla oblongata eine Mischung von vestibulären und kochleären Fasern darin vorkommt, welche jedoch sehr wahrscheinlich in dem Bulbus selber getrennte Wege nehmen, indem die nicht cochleären Bestandteile über das Corpus restiforme hin zu vestibulären Zentren ziehen.

Indessen ist es wohl wahrscheinlich, daß der R. Cochlearis selber auch Verbindungen hat mit Zentren (mit einem Teil des Deiterskernes), die sonst dem Vestibularis zukommen, und daß Vestibularisfasern sich dem sonst akustischen Corpus trapezoïdes anschließen, sodaß die genetische Verwandtschaft, welche zwischen diesen beiden Nerven besteht, sich auch bei den Säugern zentral nachweisen läßt.

Die Verwandtschaft zwischen den vestibulären und cochleären Funktionen findet auch in der Physiologie der Gehörsfunktion einen Ausdruck, indem die Folgen rhytmischer (musikalischer) Reize auf den Bewegungs-

(Muskel-)Apparat, wie man bei Tanz- und Marschmusik beobachtet, sich dadurch viel besser erklären lassen.

Die wichtigsten Gehörstheorien.

Im Anschluß hieran möchte ich von den Gehörstheorien dasjenige mitteilen, was nötig ist, um einzusehen, daß die Rezeption des Klanges im Prinzip wie die in den vestibulären Organen vorgeht, nämlich durch den Druck einer kutikulären (in Vestibulum oft verkalkten) Deckmembran.

Es gibt vier Hörtheorien: 1. die Resonanztheorie, 2. die Telephontheorie, 3. die Klankbildertheorie Ewalds und 4. die Theorie Göbels.

I. Die *Resonanztheorie* ist die älteste und hat die meisten Anhänger.

Wie Helmholtz sie 1863 aufstellte, lautet sie: Der Klang wird von den Gehörsknöchelchen in das häutige Labyrinth geleitet, tritt an der Basis in die Cochlea ein, die Endolymphe gerät in Schwingung, und wenn diese geleitet ist bis dort, wo die Pfeilerzellen auf diesen Ton gestimmt sind, nehmen diese die Schwingungsenergie über. Die auf dieser Höhe liegenden Haarzellen müssen mit vibrieren, und so wird der Nerv gereizt.

Später meinte Hensen, daß die Membrana basilaris aus absonderlichen Saiten bestünde, deren jede mit einem bestimmten Ton mitvibrierte, und änderte Helmholtz seine Theorie in diesem Sinne, auch schon deshalb, weil Vögel und Reptilien keine Pfeilerzellen besitzen.

In neuer Zeit zeigte Shambaugh jedoch, daß die untere Windung der Cochlea oft keine Membrana basilaris hat und in andren Fällen eine, die zu steif ist, um vibrieren zu können.

Weiter fand Hardesty, daß die Membrana basilaris nicht aus absonderlichen Saiten besteht. Auch liegt sie nicht frei, ist durch mehrere Zellagen und das Vas spirale ungleich beschwert.

Darum betrachtet man jetzt meistens die Membrana tectoria, welche ein Analogon der Otolithen [1]) ist, als tonanalysierendes Organ, wobei der Cortische Apparat, der mit dieser Membran in Größe zunimmt, als Dämpfer wirken soll.

II. Die *Telephontheorie*, auch schon ziemlich alt, meint, daß bei jeder Schwingung die ganze Membran (durch die ganze Cochlea) in Vibration gelangt, aber je nach der Tonhöhe mit verschiedener Frequenz. Die älteren Autoren dachten dabei wieder an die Membrana basilaris.

Hardesty aber wendete diese Theorie auf die Membrana tectoria an.

Die höheren Töne, welche weniger Energie haben als die niedrigen, können nur den basalen Teil der Membran in Schwingung versetzen. (Also doch eine gewisse Lokalisation). — Die Resonanztheorie hat sich in späterer Zeit der Telephontheorie in dem Sinne genähert, daß sie behauptet, daß jeder Ton einen größeren Teil der Membrana tectoria in Anspruch nimmt, dessen Mitte aber bei jeden Ton eine andere Lage einnimmt.

III. Ganz anders ist die Theorie Ewalds, welche von den Klang-

[1]) Vergl. die Fußnote auf S. 437.

figuren, von CHLADNI endtdeckt, ausgehend, meint daß jeder Ton eine andere leichte Rumpfung der ganzen Membran zur Folge habe, und so dadurch jedesmal andere Haarzellen gereizt würden.

EWALD faßt dabei wieder die Membrana basilaris ins Auge, HELD dagegen meint, daß die Membrana tectoria diese Funktion habe.

Ein Argument gegen diese Meinung ist, daß letztgenannte Membran nicht zwischen zwei festen Punkten ausgebreitet ist, und auch nicht überall gleich dick ist, wie für CHLADNIS Klangfiguren postuliert wird.

Experimente der letzten Jahre sind sowohl für die Resonanz als für die Klangbilden-theorie als Beweise angeführt.

Indessen hat WITTMAACK bewiesen, daß ein *bestimmter* Ton einen *bestimmten* Teil der Cochlea vernichtet und YOSHI, der mit verschiedenen Schwingungszahlen arbeitete, bestätigte dies, indem er fand, daß die höchsten Töne die unteren, engen Windungen antasten, die niedrigen Töne dagegen die oberen, geräumigeren Windungen.

[Man muss nämlich wohl bedenken, daß die häutige Schnecke, im Gegensatz zu der knöchernen, in der Richting der Spitze größer wird.]

Auch EWALD nimmt jetzt eine gewisse Lokalisation an, und so sieht man die verschiedenen Theorien sich einander nähern [1]).

Es ist am wahrscheinlichsten, daß sowohl der Ort der Rezeption, als die Frequenz der Vibration, beide bei der Tonanalyse wirksam sind. [1])

IV. Es sei noch erwähnt, daß GOEBEL in seinen nicht sehr deutlichen Artikeln einen besonderen Standpunkt einnimmt.

Er meint, daß nicht Schwingungen, sondern nur Luftüberdruck in dem Labyrinth wirksam ssi, daß durch diesen Überdruck, dessen Intensität je nach der Tonhöhe sich ändert, die Lamina ossea, woran die Membrana tectoria befestigt ist, und die Membrana basilaris, nicht gleich weit durchbeugen, und demzufolge an *einem bestimmten Ort* kontakt zwischen Membrana tectoria und Haarzellen zu stande komme.

SCHEPMAN bringt gegen diese Theorie ein, daß es nicht bewiesen sei, daß ein Ton im Labyrinth nicht als Schwingung, sondern als Überdruck anlange.

Ich möchte schließlich auch hier nochmals sagen, daß wahrscheinlich nicht nur die Cochlea, sondern — wenigstens bei Fischen — auch der Sacculus einen Hörapparat (für Geräusche ohne Tonanalyse) darstellt (HENSEN).

Mir scheinen die Versuche PARKERS mit Cynoscion regalis, einem Fische, der auf Gehörseindrucke reagiert, in dieser Hinsicht beweisend.

Bei jenem Tiere fehlt der Kanal zwischen Utricucus und Sacculus. Wird nun der Utriculus vernichtet, dann zeigt das Tier Bewegungsstörungen, doch werden Gehörsreaktionen ausgeführt, welche aber wegbleiben, wenn den Sacculus vernichtet wird.

Weil hier eine Cochlea fehlt, ist dies — ebenso wie der bereits erwähnte Versuch PIPERS (S. 392) — beweisend für die Gehörsfunktion des Sacculus.

[1]) Abweichende — nur vorläufige — Resultate fand GRUNERG bei den Vögeln. Die physischen Verhältnisse sind in dieser Klasse aber nicht mit denen den Säuger zu vergleichen.

LITERATUR ZUM VIERTEN KAPITEL.

Allgemeines.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Ueber eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Ohrenheilk., Bnd. 68, 1913.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bnd. 1, Leipzig 1888 (ausführliche Angabe der Literatur über die peripheren Organe bis zu 1898).

Gray. The Labyrinth of Animals. Churchill, London, 1907.

Gray. An investigation ou the anatomical structive and relation of the Labyrinth in the reptile, the bird and the mammal, Proc. Roy. Soc. Vol. B. 80, 1908.

Helmholtz. Die Lehre von den Tonempfindungen als physiol. Grundlage für die Theorie der Musik, 1863 und 1896.

Hofer. Ueber die Hautsinnesorgane der Fische. Berichte der Bayr. Biol. Versuchsstation, München, Bnd. I, 1907.

Johnston. The nervous system of vertebrates. P. Blakiston Son & Co. Philadelphia 1906.

Mangold. Gehörsinn und statischer Sinn bei den Wirbeltieren. Winterstein's Handbuch der vergl. Physiologie, Bnd. 4, 1913.

Mullenix. The periferal terminations of the VIIIth cranial nerve in vertebrates, specially in Fishes. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Un. Vol. 53, 1909.

Parker. Hearing and allied senses in fishes. U. S. Fish commission bulletin for 1902. Washington 1903.

Parker. The function of the lateral line organs in fishes. Bulletin of the Bureau of fisheries for 1904 Vol. 24 Washington 1905.

Parker. Structure and functions of the ear of the Squeteague. Bulletin of the Bureau of fisheries Vol. 28 1908. Washington 1910.

Parker. Sound as a directing influence in the movements of fishes. Bulletin of the bureau of fisheries Vol. XXX, 1910. Washington 1912.

Piper. Aktionsströme vom Gehörorgan der Fische bei Schallreizung. Zentralblatt f. Physiologie, Bnd. 20, 1906.

Retzius. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm, 1881.

Retzius. Die Endigungsweise des Gehörsnerven. Biologische Unters. N. F. Bnd. III 1892.

Retzius. Über die Endigungsweise des Gehörsnerven in den Maculae und Cristae acusticae im Gehörlabyrinth der Wirbeltiere. Biologische Untersuchungen N. F. Bnd. XII. 1906.

Shambaugh. A Restudy of the minute anatomy of structures in the Cochlea with conclusions bearing on the solution of the problem of tone perception. Am. Journ. of Anat. Vol. 7, 1907.

Schepman. De Octavo-laterale zintuigen en hun verbindingen in de hersenen der vertebraten. Diss. Amsterdam, 1918.

Wittmaack. Zur Frage der Schädigung des Gehörorganes durch Schalleinwirkung. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde, Bnd. 58, 1909.

Yoshi. Experimentelle Untersuchungen über die Schädigung des Gehörorgans durch Schalleinwirkung. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bnd. 58, 1909.

Cyclostomen.

Ahlborn. Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bnd. 39, 1883.

Ayers and Worthington. The skinendorgans of the Trigeminus and Lateralisnerves of Bdellostoma Dombeyi. American Journal of Anatomy Vol. VII, 1907.

Ayers and Worthington. The finer Anatomy of the Brain of Bdellostoma Dombeyi 1 The acustico-lateral system. American Journal of Anatomy Vol. VIII, 1908.

Johnston. The Brain of Petromyzon. Journal of Comp. Neurol. Vol. XII, 1902.

Schilling. Ueber das Gehirn von Petromyzon fluviatilis. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturf. Gesellsch. in Frankf. a/M Bnd. 30, 1907.

Tretjakoff. Die peripherische und zentrale Endigung des Gehörsnerven bei Ammocoetes und Petromyzon fluviatilis. Folia Neurob. Bnd. 1, 1908.

Tretjakoff. Das Nervensystem v. Ammocoetes Teil II, Das Gehirn. Arch. f. mikr. Anat. Bnd. 74, 1909.

Plagiostomen.

Allis. The lateral sense canals of Mustelus laevis. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol 45, 1902.

Ariëns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian Brain. Journ. of Comp. Neurology. Vol. 16, 1906.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Über eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde. Bnd. 68, 1913.

Houser. The neurones and supporting elements in the brain of a Selachian. Journ. of Comp. Neurology. Vol, XI, 1901.

Klinkhardt. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und der Sinneslinien der Selachier. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bnd. 40, 1905.

Schepman. De octavo-laterale zintuigen en hun verbindingen in de hersenen der vertebraten. Dissertatie, Amsterdam, 1918.

Sterzi. Il sistema nervoso centrale, Selaci, Draghi, Padova, 1909 und 1912.

Wallenberg. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anzeiger. Bnd. 31, 1907.

Ganoïden and Teleostier.

Allis. Anatomy and development of the lateral line system in Amia Calva. Journ. of Morphology Vol. II, 1889.

Ariëns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian Brain Journ. of Comp. Neur. Vol. 16. 1906.

Ariëns Kappers. Das Gehirn des Knochenganoïden Amia calva und Lepidostens osseus. Abhandl. der Senck. Naturf. Geselschaft. 1907.

Bartelmez. Mauthner's cell and nucleus motorius tegmenti. Journ. of Comp. Neur. Vol. 25, 1915.

Beccari. Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in pesci ed anfibii. Arch. di Anatomia e di Embriologia Vol. 6, 1907.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Ueber eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde Bnd. 68, 1913.

Berkelbach van der Sprenkel. The central relations of the cranial nerves in Silurus glanis and Mormyrus cashive. Journ. of Comp. Neur. Vol. 25 1915.

Cajal. Sur un noyau special du nerf vestibulaire des poissions et des oiseaux. Travaux du lab. de Recherches biol. de Madrid. 1908 Tome 1.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. Teil 2 7. Auflage, Vogel, Leipzig, 1908.

Herrick. The cranial and first spinal nerves of Menidia. Journ. of Comp. Neur. Vol. 9, 1899.

Johnston. The brain of Acipenser. Fischer. Jena. 1902.

Kiyoyasu Mariu. The effect of overactivity etc. Journ. of Comp. Neur. Vol. 30, 1919.

Landacre and Conger. The origin af the lateral line primordia in Lepidosteus osseus. Journ. of Comp. Neurol. Vol. 23. 1913.

Leydig. Integument und Hautsinnerorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb. Anat. Bnd. 8, 1894.

Mayser. Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinöiden. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bnd. 36, 1881.

Pfüller. Beiträge zur Kenntnis der Seitensinnesorgane und Kopfanatomie der Macruriden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bnd. 52, 1914.

Schepman. De octavo-laterale zintuigen en hun verbindingen in de hersenen der Vertebraten. Dissertatie Amsterdam 1918.

Stendell. Die Faseranatomie des Mormyridengehirns. Abhandlungen der Senckenb. Naturf. Gesellsch. in Frankfurt a/M. 1914.

Stendell. Morphologische Studien an Mormyriden. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellsch. Freiburg. 1914.

Tello. Contribucion al conocimiento del encefalo de los Teleosteos. 1 Los nucleos bulbares Trab. del labor. de investigaciones biologicas, Tome VII, 1909.

Wallenberg. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anzeiger Bnd. 31, 1907.

Amphibien.

Ariëns Kappers und Hammer. Das Zentralnervensystem des Ochsenfrosches (Rana Catesbyana). Psych. en Neurol. Bladen, Amsterdam, 1918.

Beccari. Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in pesci ed anfibii. Arch. di Anat. e di Embriologia Vol. 6, 1907.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Ueber eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde, Bnd. 68, 1913.

Deganello. Degenerazioni nel nevrasse della Rana, consecutive all'asportazione del labirinto dell'orecchio, Venezia (Ferrari) 1906.

Ecker, Wiedersheim und Gaupp. Anatomie der Frosches. Zweite Abt., Vieweg, Braunschweig 1894.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, T. II, 1908.

Herrick. The medulla oblongata of larval Amblystoma. Journ. of Comp. Neur. Vol. 24, 1914.

Holmes. On the comparative anatomy of the nervus acusticus. Transactions of the Royal Irish Academy. Vol. 32, Section 16, Part 2, 1903.

Kingsbury. The brain of Necturus. Journ. of Comp. Neur. Vol. 5, 1895.

Lewis. On the origin and differentiation of the otic vesicle in Amphibian embryos. Anat. Record, Vol. I, 1907.

Moodie. A further contribution to our knowledge of the lateralis system in extinct Amphibia. Journ. of Comp. Neur. Vol. 25, 1915.

Schepman. De Octavo-laterale zintuigen en hun verbindingen in de hersenen der vertebraten. Dissertatie, Amsterdam, 1918.

Strong. The cranial nerves of Amphibia. Journ. of Morph. Vol. X, 1895.

Wallenberg. Die kaudale Endigung der bulbo-spinalen Wurzeln des V, VIII und X beim Frosche. Anat. Anzeiger, Bnd. XXX, 1907.

Reptilien.

Beccari. La costituzione, i nuclei terminali e le vie di connessione del nervo VIII nella lacerta muralis. Arch. di Anat. e di Embr. Vol. 11, 1912.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde, Bnd. 68, 1913.

Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Teil II. Ursprung der Nerven der Medulla Oblongata. III. Acusticusgruppe. Arch. f. Mikr. An. Bnd. 43, 1894.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen. Zentralorgane, 7. Auflage, Teil II, Vogel, Leipzig, 1908.

Gray. The labyrinth of animals, Churchill, London, 1907.

Holmes. On the comparative anatomy of the N. acusticus. Transact. of the Roy. Irish Academy, Vol. 32. 1903.

De Lange. Ueber das Gehirn der Reptilien. III. Abschnitt. Das Hinterhirn, das Nachhirn und das Rückenmark. Folia Neurobiologica. Bnd. X, 1916.

Vögel.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Ueber eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde, Bnd. 68, 1913.

Bok. Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Folia Neurobiologica. Bnd. IX, 1915.

Cajal. Les ganglions terminaux du nerf acoustique des oiseaux. Trabajos del laboratorio di invest. biol. Tome VI. 1908.

Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, Teil II, 7. Auflage, Vogel, Leipzig 1918.

Gray. The labyrinth of animals. Churchill, London, 1907.

Holmes. On the comparative Anatomy of the Nervus acusticus. Transactions of the Royal Irish Academy, Vol. 32, section B, Part. II, 1903.

Holmes. On the comparative Anatomy of the Nervus acusticus. Transactions of the Royal Irish Academy, Vol. 32, section B, Part. 2, 1903.

Mesdag. Bijdrage tot de ontwikkelingsgeschiedenis van de structuur der hersenen bij het kip-embryo. Inaugural-Dissertation, Groningen 1909.

Schepman. De octovo-laterale zintuigen en hunne verbindingen in de hersenen der vertebraten. Dissertatie Amsterdam 1918.

Sinn. Beitrag zur Kentnis der Medulla oblongata der Vögel. Monatschr. f. Psych. und Neurol. Bnd. 33.

Wallenberg. Die secundäre Octavusbahn der Taube. An. Anzeiger, Bnd. 14, 1898.

Wallenberg. Ueber die zentralen Endstätten des N. Octavus bei der Taube. An. Anz. Bnd. XVII, 1900.

Säugetiere.

(Nur die in vergleichend anatomischer Hinsicht wichtigsten Arbeiten sind hier erwähnt.)

Alexander. Zur Anatomie des Ganglion vestibularis der Säugetiere. Sitsungsber. der Wissensch. in Wien. Math. Nat. Klasse Abt. III, Bnd. 108, 1899.

Alexander. Entwicklung und Bau des inneren Gehörorgans van Echidna. Simons Forschungsreisen., Bnd. 3, Teil 2, 1904.

Alexander. Zur Frage der phylogenetisch vikariierenden Ausbildung der Sinnesorgane. Zeitschr. f. Psychol. und Physiologie der Sinnesorgane, Bnd. 38, 1905.

Baginsky. Ueber den Ursprung und den centralen Verlauf des N. acusticus des Kaninchens. Virchows Archiv. Bnd. 105, 1886.

Baginsky. Ueber den Ursprung und den centralen Verlauf des N. acusticus des Kaninchens und der Katze. Ibidem, Bnd. 119, 1890.

Barany and Wittmaack. Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verhandl. der Deutschen otolog. Gesellsch. 1911.

Benjamins. Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinthes. Ueber eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde. Band 68, 1913.

Brouwer. Das Gehirn einer kongenital tauben Katze. Folia Neurobiologica. Bnd. VI 1912.

Brouwer in Quix und Brouwer. Beitrag zur Anatomie der kongenitalen Taubstummheit. Bergmann, Wiesbaden, 1910.

Brouwer und van Walree. Ueber den Hirnstamm eines Taubstummen. Folia Neurobiologica Bnd. VIII, 1914.

Cajal. Textura del sistema nerviosa del hombre y de los vertebrados, Tome II, Madrid, 1904.

Edinger. Vorlesungen über die vergleichende Anatomie der nervösen Zentralorgane. Letzte Auflage, Vogel Leipzig, 1908.

Ewald. Zur Physiologie der Bogengänge. Archiv f. d. gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bnd. 41 und 44.

Ewald. Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden, 1892.

Fuse. Das Ganglion ventrale und das Tuberculum acusticum bei einigen Säugetieren und beim Menschen. Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut in Zürich, Heft VII, 1913.

Fuse. Die Striae am Boden des vierten ventrikels. Ibidem.

Van Gehuchten. Système nerveux, 4ième Edition. Louvain 1907.

Gray. An investigation on the anatomical structure and relationships of the labyrinth in the reptile, the bird and the mammal. Proc. Roy. Soc. B. Vol. 80, 1908.

Gray. The Labyrinth of Animals, Churchill, London, 1907.

Hardesty. On the nature of the tectorial membrane Amer. Journ. of Anatomy. Vol. 8, 1908.

Hardesty. On the proportions of the tectorial membrane. Ibidem. Vol. 16, 1915.

Harrison. The homology of the lagena throughout vertebrates. Anat. Anzeiger Bnd. 23, 1903.

Held. Die zentralen Bahnen des N. acusticus bei der Katze. Archiv. f. Anatomie und Physiologie, 1893.

Held. Die centrale Gehörleitung. Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1893.

Held. Untersuchungen über den feinen Bau des Ohrlabyrinthes. Abhandl. der Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Math. phys. Classe Bnd. 28, 1902 und Bnd. 31, 1907.

Holmes. On the comparative anàtomy of the Nervus octavus. Transactions of the Irish Academy Vol. 32, section B, Part II, 1903.

Kaplan. Die spinale Acusticuswurzel und die in ihr eingelagerten Zellsysteme. Der Nucl. Deiters — Nucl. Bechterew. Obersteiners Arbeiten Bnd 20, 1913.

Kölliker. Handbuch der Gewebelehre. Teil II, 1896. Engelmann, Leipzig.

Kölliker. Die Medulla Oblongata und die Vierhügelgegend von Ornithorrhynchus und Echidna. Engelmann, Leipzig, 1901.

Kreidl und Kato. Zur Frage der secundären Hörbahn. Folia Neurobiologica, Bnd. VII, 1913.

Leidler, Ueber das Endigungsgebiet des N. acusticus. Obersteiner's Arbeiten. Bnd. 20 und 21, 1913—14.

Leidler. Ueber die Anatomie und Funktion der Nucl. Bechterew. Monatschr. f. Ohrenh., Bnd. 48, 1914.

Lewandowsky. Die Leitungsbahnen des Truncus cerebri. Fischer, Jena, 1904.

Lewy. Degenerationsversuche am acustischen System des Kaninchens. Zugleich ein Beitrag zur Anwendung der Marchischen Methode. Folia neurobiologica, Bnd. II, 1909.

Lewy. Der Deitersche Kern und das Deitero-spinale Bündel. Arbeiten aus dem Hirnanatomischen Institut in Zürich, Heft IV, 1910.

Magnus. Welche Teile des Zentralnervensystems müssen für das Zustandekommen der tonischen Hals- und Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur vorhanden sein? Pflüger's Archiv Bnd. 159. 1914.

Meyer. Ueber eine Verbindungsweise der Neuronen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bnd. 47, 1896.

Monakow, von. Hirnpathologie, 2te Auflage. Wien, 1905.

Oort. Ueber die Verästelung des Nervus octavus bei den Säugetieren. Anat. Anzeiger. Bnd 51, 1918.

Schepman. De octavo-laterale zintuigen en hun verbindingen in de hersenen der Vertebraten. Dissertatie, Amsterdam, 1918.

Stokes. The acoustic complex and its relations in the brain of the Opossum (Didelphys virginiana) American Journal of Anatomy. Vol 17, 1912.

Veratti. Su alcuni particolarità di struttura dei centri acustici nei mammiferi; Pavia, Tipografia cooperativa, 1900.

Vincenzi. Del nucleo del corpo trapezoïde studiato col metodo di Cajal per le nevrofibrille. An. Anz., Bnd 27, 1905.

Voit. Zur Frage der Verästelung des Nerv. acusticus bei den Säugetieren. Anat. Anzeiger, Bnd. 31, 1907.

Winkler. The central course of the nervus octavus and its influence on motility. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, Deel 14, No. 1, 1907.

Winkler. Die Folgen der Abtragung des Tuberculum acusticum bei neugeborenen Kaninchen. Folia Neurobiologica, Bnd. III, 1910.

Winkler. Anatomie du système nerveux, Bohn, Haarlem.

Zwaardemaker. Leerboek der Physiologie. Bnd. II, 1915, Bohn, Haarlem.

FÜNFTES KAPITEL.

DAS EFFEKTORISCHE SYSTEM DER MEDULLA OBLONGATA (UND DES MITTELHIRNS).

Die motorischen Wurzeln und deren Kerne.

Bevor ich dazu schreite, die motorischen Wurzeln und deren Kerne bei den Kranioten zu beschreiben, will ich einiges über das Verhalten jener Elemente und ihrer peripheren Endorgane, der Muskeln, bei den Akraniern, bei Amphioxus, mitteilen.

Zuerst aber einige Worte über die Entstehung der Muskeln im allgemeinen.

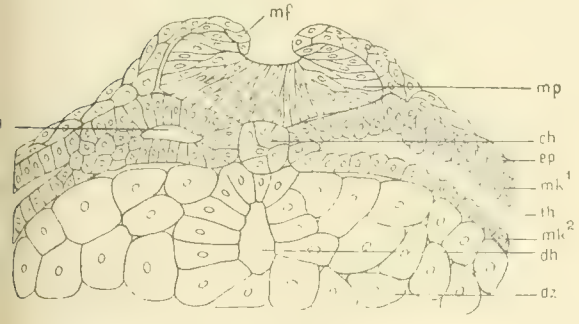


Fig. 201 A.

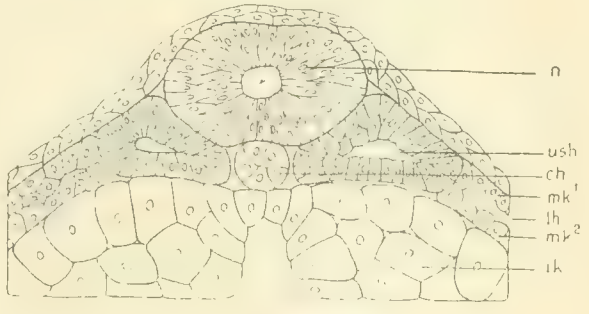


Fig. 201 B.

Fig. 201. Zwei Querschnitte durch einen Tritonembryo n. HERTWIG.
A durch die Gegend des Rumpfes, wo die Medullarplatte (m. p.) noch nicht geschlossen ist und die Ursegmenthöhlen (U s h) sich von der Leibeshöhle (l. h.) abzuschnüren anfangen. B durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr (n) geschloßen ist und die Ursegmente sich gebildet haben. ch = chorda; d.h. = Darmhöhle; ep = epidermis; m.k¹ = parietales Blatt des Coeloms; mk² = viszerales Blatt des Coeloms.

Die Muskeln bilden sich aus dem Mesoderm als Abschnürungen des Kopf- und Körper-Coeloms, und diese Abschnürungen, *Myotome*, weisen dementsprechend als Ursegmente (u s h) noch einen Hohlraum auf, welcher ursprünglich mit dem Hohlraum des Coeloms (l. h.) zusammenhängt (vergl. Fig. 201 A, rechts), bald aber (Fig. 201 B) ganz geschloßen ist.

Während das Coelom *einen* großen ventro-lateralen Hohlraum bildet, schnüren sich die *Myotome* also an der medialen, perichordalen Seite als zahlreiche in einer Reihe angeordnete Muskelglieder davon ab. Diese dorsalen gegliederten Muskelräume bilden den Anfang von Muskelsegmenten, von denen je eines von einer *ventralen* Nervenwurzel innerviert wird [1]). Sie bilden das Anfangsstadium der sogenannten *somatischen Muskulatur.*

Dieser Vorgang geschieht in der *Kopfhöhle* und in der *Körperhöhle* in ähnlicher Weise, sodaß die Entstehungsart der somatischen Muskeln an Körper und Kopf dieselbe ist.

Neben dieser somatischen Muskulatur, welche in Segmente gegliedert ist, entwickelt sich *am Kopfe* außerdem noch eine sog. *viszerale* (oder *branchiale*) Muskulatur, welche aus demjenigen Blatt der wirklichen Coelomwand hervorgeht (VAN WYHE), welches dem innern Keimblatt zugewandt ist, die *viszerale Platte* (mk²) des Coeloms. Diese viszerale (oder branchiale) Muskulatur wird aber von motorischen Fasern der *dorsalen* Wurzeln [2]) innerviert.

Sie zerlegt sich nicht in myotomenähnliche Teilstücke, sondern bildet eine große laterale Platte muskulösen Gewebes, welche zwar Abschnitte aufweist, aber viel kleinere, als den Myotomen entspricht.

Auch in der Coelomwand der Leibeshohle können sich hier und dort Muskelfäserchen in der dem Entoderm zugewandten Viszeralplatte entwickeln, aber mehr diffus und in spätern Entwicklungsstadien (Darmmuskulatur.)

Die Art, wie sich nun die einzelnen Abschnitte der Muskelanlagen des *Kopfes* bei den verschiedenen Tieren entwickeln, ist sehr verschieden.

Es kann vorkommen, daß ein Coelomabschnitt, welcher bei einem Tier eine dorsomediale Muskelsprosse, ein Myotom, bildet, bei einem andern Tier als reiner Kopf-Coelomraum bestehen bleibt, während wieder andererseits dadurch in der Interpretation Schwierigkeiten entstehen können, daß man im Zweifel sein kann, ob ein Muskel ein Derivat eines Myotoms ist oder ein Teil der viszeralen Platte, weil ja beide schließlich aus Änderungen der Coelomwand hervorgehen.

Wir werden beiden Schwierigkeiten begegnen.

Die Kopfmuskulatur von Amphioxus und ihre Homologa bei den Kranioten.

Bei Amphioxus, der kein bewegliches Auge hat, fehlen dementsprechend die Augenmuskeln.

[1]) Ausnahmsweise soll es vorkommen, daß Fasern von einer Wurzel auch nach einem angrenzenden Myotom gehen (JOHNSTON).

[2]) Wir finden hier also, daß ventralere Muskelteile von dorsaleren Fasern innerviert werden als mehr dorsomediale Teile. Im Rückenmark fanden wir, daß die stelopodialen (ventralen) Teile dorsalere Zentren besitzen als die dorsalen Teile. Ob hier ein ähnliches Gesetz vorliegt?

Eine dem *ersten* oder *Oculomotorius-Myotom* der Kranioten entsprechende Muskelbildung findet nicht statt. Die entsprechende Region ist bei Amphioxus Kopfcoelom geblieben und liegt zwischen dem I. sensiblen Nerven (*N. terminalis*) und dem II. sensiblen Nerven (dem ersten dorsal austretenden Nerven oder *N. ophthalmicus*).

Muskelsprossen gehen bei Amphioxus aus diesem Abschnitt des Coeloms nicht hervor, weder somatische noch viszerale, sodaß dem I. Dorsalnerven (dem N. ophthalmicus) keine motorischen Fasern entsprechen.

Das *zweite Myotom* ist dagegen vorhanden und steht mit einem muskulös veränderten Abschnitt der *Viszeralplatte* in Verbindung. Aus diesem Viszeralplattenabschnitt, der von *dorsalen* motorischen Fasern des zweiten dorsalen Nerven (dritter Septalnerv) innerviert wird, entwickeln sich Muskeln des Trigeminus. Der perichordale *Myotom*abschnitt erhält aber ventrale Wurzelfasern.

Nach der Meinung VAN WYHE's und GOLDSCHMIDT's geht aus dem Myotomabschnitt jener Region der Musc. obliquus superior hervor und sollen die *ventralen* Wurzelfasern, welche ihn bei Amphioxus innervieren, später (bei den Kranioten) zu den dorsal austretenden Fasern des Trochlearis der Kranioten werden. Andere nehmen, an daß Trochlearismuskel und -Nerv ursprünglich viszeral seien (Vergl. auch S. 454).

Autoren (wie HOFFMANN und PLATT), welche Ganglienzellen in dem Verlauf des Trochlearis fanden, sind der Meinung, daß der Trochlearis von Anfang an ein viszeraler Nerv und seine Muskulatur dementsprechend viszeraler Natur sei, eine Meinung, die durch die Entdecking BOK's (vergl. S. 455) gestützt wurde, der fand, daß der N. trochlearis beim Hühnchen in der Reihe der viszeromotorischen Nerven und nicht in derjenigen der somatomotorischen Nerven aktivert wird. Dies tut jedoch der Tatsache keinen Abbruch, daß bei Amphioxus die entsprechende Stelle einen wirklichen Ventral (= Myotom-) nerven aufweist. Ich werde später auf diesen Punkt zurückkommen.

Aus dem *dritten Myotom* von Amphioxus entwickelt sich bei den Kranioten der Abducensmuskel, der *Rectus externus*, während die ihm entsprechende *Viszeralplatte* ebenfalls (s. o.) zu dem Aufbau der Trigeminusmuskulatur beiträgt.

Das *vierte und fünfte Myotom*, welche bei Amphioxus wohl zur Entwicklung kommen und ventrale Wurzelfasern empfangen, gehen bei den Kranioten verloren (nur das fünfte Myotom wird dort noch zeitweise angelegt). Die ihnen entsprechende *viszerale* Muskulatur, von dorsalen Nervenfasern innerviert, bildet die Facialismuskulatur.

Das *sechste, siebente, achte und neunte Myotom* bilden die von sog. spino-okzipitalen Nerven innervierten Muskeln, ans denen bei den höhern Kranioten die Zungenmuskeln hervorgehen, während ihre Nerven den N. hypoglossus bilden.

Die ihrer Region entsprechenden *viszeralen* Derivate, welche ein Ganzes darstellen, bilden die Muskeln der Nervi glossopharyngeus, vagus et accessorius.

Das *zehnte Myotom* bildet den Anfang der somatischen Rückenmarksmuskeln. Eventuelle ihnen entsprechende *viszerale*, von dorsalen Fasern innervierte Muskelfasern sind sympathischer Natur.

Bezüglich der zentralen Lage der Ursprungszellen der ventralen und dorsalen motorischen Wurzeln bei Amphioxus sind keine genauen Angaben zu machen.

Am wahrscheinlichsten ist, daß beide eine mehr oder weniger kontinuierliche Reihe bilden (ventral oder lateral vom Zentralkanal), und *daß von einer scharf gesonderten somatomotorischen und viszeromotorischen Kernsäule hier noch keine Rede ist.*

Auch bei sehr jungen Embryonen der Kranioten ist die ursprüngliche Lage der somatomotorischen und viszeromotorischen Zellen gleich. Sie liegen anfangs in genau derselben Reihe, sodaß die Unterscheidung einer viszeromotorischen und einer somatomotorischen Zellsäule in dem jüngsten Stadium nicht zutrifft, wie Beccari für die Reptilien und Bok für die Vögel nachwies.

Betrachten wir jetzt den Zustand, wie er bei ausgewachsenen Kranioten vorkommt, dann finden wir dort eine sehr erhebliche Differenzierung.

Die regelmäßige Anordnung des Myotome hat sich dort zu ganz bestimmten Muskelgruppen differenziert. Das Kopfcoelom von Amphioxus, dem *ersten Myotom* entsprechend, umgreift das Auge und hat zur Ausbildung der Oculomotoriusmuskeln Anlaß gegeben.

Viszerale Muskelfasern kommen aber dem Ophthalmicus auch bei den Kranioten nicht zu.

Dem *zweiten -Myomer*[1]) entstammen die Muskeln. des Trigeminus und Trochlearis. Ihre Nerven weisen bezüglich ihres Austrittniveaus bei vielen Tieren (Zyklostomen, Amphibien) noch eine große Verwandtschaft auf, indem sie bei sehr primitiven Tieren, wie Petromyzon und Molge fast auf einer Ebene austreten (vergl. Fig. 205 B und 237). Ob die Trochlearismuskel dabei einem Myotom- (v. Wyhe) oder einem Viszeralplatten-Abschnitt (Hoffmann, Platt, Bok) entstammt, ist eine Streitfrage (s. S. 454—455).

Die somatischen und viszeralen Muskeln des *dritten Myomers*, Abducens- und Trigeminusmuskeln, zeigen nur bei den Zyklostomen durch ihre Nerven noch eine topographische Verwandtschaft, indem der Abducens mit dem Trigeminus zusammen (etwas ventromedial davon) in die Oblongata eintritt (Fig. 205 B). Bei höhern Wirbeltieren verlagern sich die Abducenswurzeln, infolge Kernverlagerung, zunächts nach hinten und entsteht eine größere Trennung zwischen diesen beiden Nerven.

Die posttrigeminale Branchialmuskulatur, diejenige des Facialis, Glossopharyngeus, Vagus und Accessorius, geht aus der Viszeralplatte hinter dem Areal des dritten Myomers hervor und entspricht einer großen Anzahl von Myomern, welche auf der vorigen Seite erwähnt sind.

[1]) Der Ausdruck „Myomer" ist hier gebraucht für die gesamte auf einer gewissen Querschnittsebene anwesende Muskelanlage (sowohl für die perichordale Myotomanlage als für das viszerale Blatt).

In dieser Gegend bildet sich auch das spino-okzipitale System, welches aus dem 6. bis 9. Myotom hervorgeht (N. hypoglossus, s. o.). Ihm schließt sich das 10. Myotom als erstes Rückenmarksmyotom an.

In dem Kapitel über das Rückenmark habe ich bereits darauf hingewiesen, daß bei den Fischen, mit Ausnahme der Teleostier (und Ganoiden) in dem Übergangsgebiet zwischen Oblongata und Rückenmark eine Anzahl Ventralwurzeln austritt, welche bei den Zyklostomen noch gänzlich außerhalb des Schädels (Paläokranium) liegen, welcher bei diesen Tieren mit der Labyrinthregion abschließt.

Bei Selachiern (S. 123) dehnt sich der Schädel weiter nach hinten aus und wird eine Anzahl der frontalsten Rückenmarksnerven in den Schädelraum aufgenommen (protomere Assimilation). Diese Nerven, welche keine bleibende sensible Hinterwurzel haben, nennt man die *okzipitalen Nerven*. Bei höhern Tieren dehnt sich der Schädel noch weiter nach hinten aus und wird eine zweite Anzahl von Nerven darin aufgenommen (auximere Assimilation): die *okzipitospinalen* Nerven.

Die ganze Gruppe (die okzipitalen und die okzipitospinalen zusammen) nennt Fürbringer die spino-okzipitalen Nerven, mit welchem Namen sie in meinen Diagrammen angedeutet sind (oder mit Buchstaben).

Solche Nerven, welche also von Rückenmarksnerven zu Kranialnerven werden, bilden schließlich den Hypoglossus; daher werden sie hier ausführlicher als in dem Kapitel über das Rückenmark behandelt.

Wir werden nämlich sehen, daß zu dieser Veränderung in den Schädelverhältnissen sehr große Veränderungen in der Lage der entsprechenden Kerne hinzutreten, welche in diesem Kapitel näher erörtert werden sollen und *infolgedessen die spino-okzipitalen Nerven nicht nur deshalb wirkliche Kopfnerven werden, weil der Schädel sich nach hinten ausdehnt, sondern auch, weil ihre entsprechenden Zellen sich frontal verlagern* (siehe die farbige Tafel II).

Die spino-okzipitalen Nerven (also auch der Hypoglossus) gehören als ventrale Wurzeln zu den somatomotorischen Nerven.

Die zentralen Ursprungszellen der somatischen und viszeralen Muskulatur bilden vor ihrer weiteren Entwicklung *eine gemeinsame Neuroblastenreihe* (Bok, Beccari), deren Ausbildung, nahe der Medianlinie, verursacht wird durch Reizströme, ausgehend von der ersten zentralen Bahn (Fasciculus longitudinalis centralis) deren Reizströme an bestimmten Stellen (welche bedingt sind durch die mit jenen Reizströmen korrelierten Kontraktionen angrenzender Myomere) diese Neuroblasten zur Ausbildung von Wurzelneuriten aktivieren (Gesetz der stimulogenen Fibrillation, Bok S. 64 und 72).

Wir werden in diesem Kapitel sehen daß auch die *sekundäre Lage* jener motorischen Kerne bedingt wird durch besondere, mit der Funktion ihrer Muskeln korrelierte sensible Zentren (Neurobiotaxis).

Von den Kernen der somatischen Nerven unterscheiden sich diejenigen der branchialen effektorischen Wurzeln bei den Kranioten bereits kurze Zeit nach ihrer Bildung durch ihre Lage.

Dieser Unterschied ist also *sekundär* und zeigt sich darin, daß die Ursprungszellen der *viszero-oder branchiomotorischen* Wurzeln bei ausgewachsenen Tieren *eine mehr dorsolaterale Lage einnehmen*, während die Ursprungszellen der somatomotorischen Wurzeln im allgemeinen eine mehr mediale Lage beibehalten.

Zu diesem Unterschiede gesellt sich ein anderer, ein entwicklungsgeschichtlicher Unterschied, welcher von Bok bei Hühnern gefunden wurde, nämlich dieser, daß die Axonen der viszeromotorischen Wurzeln eher zur Peripherie auswachsen (etwa 20 Bebrütungsstunden eher) als die somatomotorischen.

Dieser Punkt veranlasst mich, hier noch einmal einen Augenblick bei der Frage zu verweilen, zu welcher Gruppe von Nerven der *Trochlearis* gehört, zu den somatischen oder zu den viszeralen.

Was ihre peripheren Unterschiede anbelangt, habe ich bereits darauf hingewiesen, daß die Muskeln dieser beiden Gruppen verschiedenen Ursprunges sind.

Während die Muskeln der somatischen Wurzeln aus Myotomen hervorgehen, stammen diejenigen der Branchialnerven aus den Viszeralplatten der Kiemenbogengegend, welche nicht somiten-ähnlich aufgebaut sind.

Ein zweiter Unterschied zwischen diesen motorischen Wurzeln beider Gruppen liegt darin, daß die motorischen Wurzeln der somatischen Nerven eine ventrale Austrittsstelle in der Oblongata haben, übereinstimmend mit den ventralen Wurzeln des Rückenmarkes, und von den sensiblen Wurzeln, wenn diese vorhanden, weit getrennt sind, während die viszeralen motorischen Fasern mit den Hinterwurzelfasern die Oblongata verlassen.

Während bezüglich der spino-okzipitalen Nerven (des Hypoglossus) und bezüglich des N. abducens und N. oculomotorius kein Zweifel über ihre somatomotorische Natur besteht, weil alle in obigen Zeilen erwähnten Kennzeichen derselben vorhanden sind und mit einander übereinstimmen, und ebensowenig der ursprünglich viszerale oder branchiale Charakter des Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und Trigeminus bezweifelt werden kann, weil auch für sie alle obenerwähnten Merkmale branchialer Nerven übereinstimmen, ist dies mit dem Trochlearis anders bestellt. Die Herkunft des Muskels, welchen er innerviert, des Obliquus superior, ist keineswegs sicher. Die meisten Autoren nehmen an, daß dieser Muskel dem perichordalen (also myotomalen) Abschnitt des zweiten Myomers entspricht. Es gibt jedoch auch solche, die ihn aus der Viszeralplatte desselben Myomers herleiten möchten.

Können wir also auf Grund dessen nicht zu einer sichern Entscheidung kommen, so spricht die laterale, sogar dorsolaterale Lage seines Kernes bei Petromyzon (Fig. 208) und der überall sich zeigende dorsale Austritt der Wurzel zweifellos zu Gunsten eines viszeralen Charakters jenes Nerven, während schließlich auch noch von einigen Autoren (Hoffmann und Platt) Ganglienzellen [1]) in ihrem Verlaufe wahrgenommen sind, welche darauf hin zu deuten scheinen, daß in ihm Reste von sensiblen (also auch Dorsalwurzel-) Fasern vorkommen.

Hierzu kommt nun noch die sehr interessante, von Bok entdeckte Tatsache, daß der Nerv zu denjenigen Nerven gehört, deren Axonen zuerst auswachsen, in der Reihe der viszeralen Nerven.

[1]) Von den Gegnern der Lehre, daß der Trochlearis ein viszeraler Nerv sei, werden diese Zellen zwar anerkannt, aber als emigrierende Scheidenzellen gedeutet. Ihr nervöser Charakter scheint aber nicht zweifelhaft.

Das periphere Wachstum der Nervenwurzeln erfolgt nämlich so, daß die viszeromotorischen Wurzeln etwa 20—21 Stunden eher auswachsen als die somatomotorischen Wurzeln,[1]) und innerhalb jeder Gruppe das Auswachsen so geschieht, daß die oralsten Nerven derselben Gruppe zuerst auswachsen.

Wäre nun der Trochlearis ein somatischer Nerv, so müßte er später auswachsen als der Oculomotorius, weil er kaudal davon liegt.

Er wächst aber bedeutend eher aus und eröffnet die Reihe des Auswachsens der viszeromotorischen Nerven, während der Oculomotorius erst bedeutend später das Auswachsen der somatomotorischen Wurzeln eröffnet.

Wir finden somit, daß alle drei Merkmale, welche wir für den Nerven selber haben, um seinen Charakter zu bestimmen: Auswachsungsmoment, Austrittsrichtung aus dem Gehirn und dorso-laterale Kernlage, alle zu Gunsten der Deutung sprechen, daß der Trochlearis der Kranioten ein viszeromotorischer Nerv ist und nicht, wie in allgemeinen angenommen wird, ein somatomotorischer Nerv. Wir müssen dann aber annehmen, daß das Myotom des zweiten Myomers, welches bei Amphioxus vorhanden ist, bei den Kranioten eine andere Funktion erhielt wie dasjenige der Obliquusbildung, oder daß es verloren ging. Hierüber sind nähere Untersuchungen abzuwarten. Das Problem des Trochlearis bleibt also vorläufig noch ein Problem, obschon vieles darauf hinweist, daß der Trochlearis der Kranioten etwas anderes innerviert als das zweite Myotom von Amphioxus.

Was die allgemeine Einleitung zu diesem Kapitel betrifft, möchte ich es hierbei bewenden lassen.

Nur noch einige Worte zur Erläuterung der in diesem Kapitel vorkommenden Diagramme.

Dieselben sind hergestellt, um die sagittale Topographie der motorischen Kerne anzudeuten, also ihre Lage zu einander in der Längsachse des Stammes und ihre Lage in Bezug auf die Eintrittsstelle ihrer Wurzeln.

Diese sagittale Lage ist dargestellt auf Grund von Zählungen der Schnittenzahl in Frontalserien, ist also in dieser Hinsicht mathematisch korrekt.

Die obere Grenzlinie eines jeden Diagrammes stellt den Boden des Ventrikels dar, die untere die Basis der Medulla oblongata und des Mittelhirns, welche beide gestreckt gedacht sind.

Nun liegen die motorischen Kerne der Oblongata nicht in derselben sagittalen Fläche, weil die viszero-motorische Reihe, wie bereits gesagt, bei ausgewachsenen Kranioten meistens lateraler liegt als die somato-motorische Reihe.

Doch ist jeder Kern so eingezeichnet, wie er in seiner eigenen Sagittalfläche projiziert werden kann. Ich müßte daher eigentlich zwei Diagramme für jedes Tier geben, eins für die viszeromotorischen und eins für die somatomotorischen Kerne. Da jedoch die Topographie der sämtlichen viszero- und somatomotorischen Kerne zu einander dann nicht so leicht zum Ausdruck kommen würde, sind diese beiden Flächen aufeinander gelegt gedacht und in einen Rahmen eingezeichnet.

[1]) Dieser Unterschied ist ein sehr großer, wenn man bedenkt, daß das Auswachsen in 4 Tagen, also in nur 4 × 24 Stunden vor sich geht.

Meine Mitarbeiter und ich haben in vieljährigen Untersuchungen die Erfahrung gemacht, daß diese Art der Darstellung die einleuchtendste ist und sich am besten eignet zu Vergleichungen.

Nach diesen Auseinandersetzungen werde ich jetzt dazu übergehen, den Bau und die Lage der effektorischen Zentren bei den Hauptklassen der Kranioten zu skizzieren und dabei anfangen mit den Zyklostomen.

Das motorische System der Zyklostomen

Das Verhalten der motorischen Kerne ist bei den beiden Ordnungen der Zyklostomen: den Petromyzonten und den Myxinoïden sehr verschieden (vergl. Fig. 205: Petromyzon und Bdellostoma).

Ich werde zuerst die mehr primitive und komplettere Anordnung bei Petromyzon beschreiben und dann einiges von dem stark reduzierten Verhalten der Myxinoïden erwähnen.

In dem kaudalen Abschnitt der Oblongata von Petromyzon marinus kann man ohne Mühe zwei Zellsäulen unterscheiden: eine dorsomediale und eine dorsolaterale Zellsäule. Beide bestehen aus großen multipolaren, reichlich mit Dendriten versehenen Elementen. Die Zellen der dorsomedialen Säule (Fig. 202) unterscheiden sich von denen der dorsolateralen Reihe (Fig. 203) dadurch, daß sie einen mehr polygonalen Bau haben. Durchschnittlich sind sie vielleicht auch etwas größer, obschon auch unter den dorsolateralen Elementen ganz große vorkommen.

Fig. 202. Spino-okzipitaler Kern von Petromyzon (Schnitt durch den Calamus).

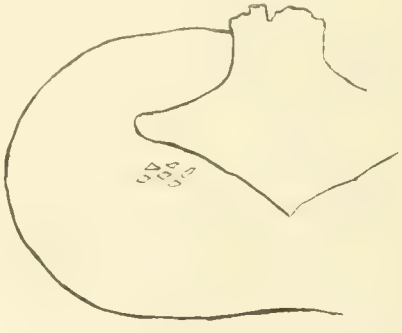


Fig. 203. Vaguskern von Petromyzon (etwas frontaler als Fig. 202).

Die dorsomedialen Elemente, welche hier gemeint sind, entsenden ihre Wurzelfasern ventralwärts in den spino-okzipitalen Nerven [1]); die dorsolateralen Zellen sind die Ursprungszellen des lateral austretenden Vagus.

Die ersteren bilden die direkte Fortsetzung der Vorderwurzel-Zellsäule des Rückenmarks.

Eine hintere Grenze ist dadurch an dieser Zellreihe nicht festzustellen.

[1]) Da bei den Zyklostomen noch prämandibuläre Segmente vorkommen, ist die Homologie dieser Nerven mit derjenigen der Plagiostomen nicht ganz richtig. Daher die griechischen Buchstaben, statt lateinischen, in den Diagrammen.

Auch wäre es nicht leicht, die vordere Grenze mit völliger Sicherheit anzugeben, wenn man bloß auf die Zellen selber achten wollte. Die Zellsäule doch ist mit retikulären Zellen (Fig. 298) durchsetzt, deren Achsenzylinder nicht in die spino-okzipitalen Wurzeln übergehen, sondern in absteigender Richtung intramedullär verlaufen.

Es sind die primitiven Homologa von sekundären retikulären Zellen, welche hier, entsprechend dem einfachen Charakter der Oblongata, noch eine peripendymale Lage einnehmen.

Während nun die spino-okzipitale Wurzelzellsäule frontalwärts bald aufhört, setzen diese Elemente sich weiter fort (Fig. 204).

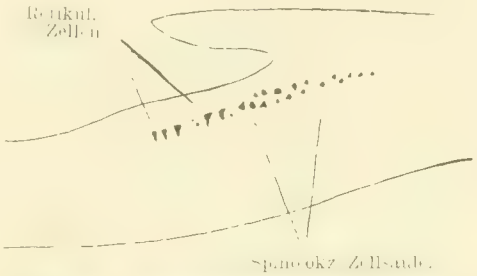


Fig. 204. Sagittalschnitt (medial) durch die spino-okzipitale Zellsäule.

Die Grenze der spino-okzipitalen Säule kann dadurch nur bestimmt werden, indem man die Fasern der spino-okzipitalen Wurzeln verfolgt.

Diese lassen sich von ihrer Austrittsstelle in der Oblongata in dorsaler und frontaler Richtung verfolgen zu ihren Ursprungszellen, woraus hervorgeht, daß die spino-okzipitale Zellsäule sich also etwas frontal von dem Wurzeleintritt der entsprechenden Nerven ausdehnt, wie wir es weiter unten in noch höherem Maße bei den Selachiern und Teleostiern wieder finden werden.

Die Ausdehnung dieser Säule und ihre Lage in Bezug auf die viszerale Säule ist in dem nebenstehenden Diagramm von Petromyzon verdeutlicht (Fig. 205 B).

Daraus ergibt sich, daß die spino-okzipitalen Zellen und ihre Wurzeln eine sehr kaudale Lage einnehmen. Namentlich ein Vergleich mit den später zu beschreibenden Tieren macht dies deutlich (farbige Tafel II).

Die *viszerale Zellreihe* von Petromyzon teilt sich (Fig. 206) in zwei Gruppen, die durch eine deutliche Lücke (zwischen Facialiswurzel und Glossopharyngeuswurzel) getrennt sind.

Die hintere Gruppe enthält die Wurzelzellen des Glossopharyngeus und des Vagus.

Ob wir in den hintern Fasern des letztern auch Accessoriuselemente erblicken dürfen, hängt davon ab, ob die Myologie irgend einen Muskel des Kiemen- resp. Schultersystems dieses Tieres dem M. trapezius homolog erachtet.

Da letzteres bis jetzt nicht mit Sicherheit ausgemacht ist, muß auch die Frage eines Accessorius-Kernabschnittes für Petromyzon vorläufig noch als unbeantwortet betrachtet werden [1]).

[1]) Ich muß hier erwähnen, daß TRETJAKOFF bei Ammocoetes von einem N. accessorius spricht, ohne dies jedoch myologisch zu begründen.

Wie aus dem Diagramm hervorgeht, erstreckt sich die hintere viszerale oder IX—X-Zellsäule von einer frontal vom IX Wurzeleintritt liegenden Distanz bis zu einer Distanz hinter dem letzten Vaguswurzel-Eintritt.

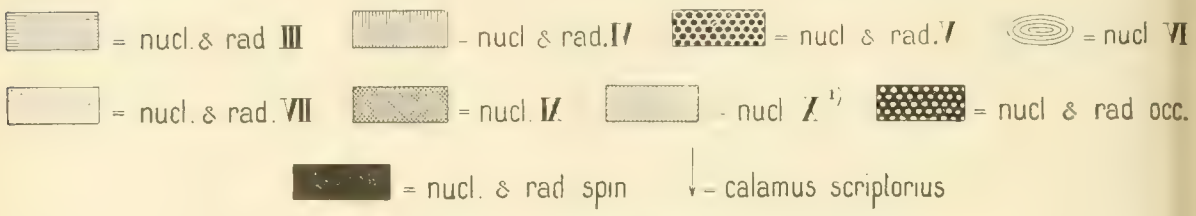


Fig. 205 A. Zeichenerklärung.

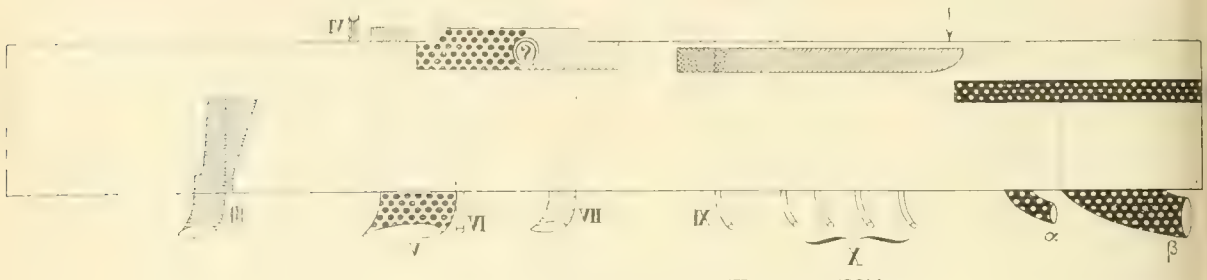


Fig. 205 B. Petromyzon marinus L. (KAPPERS (33)).

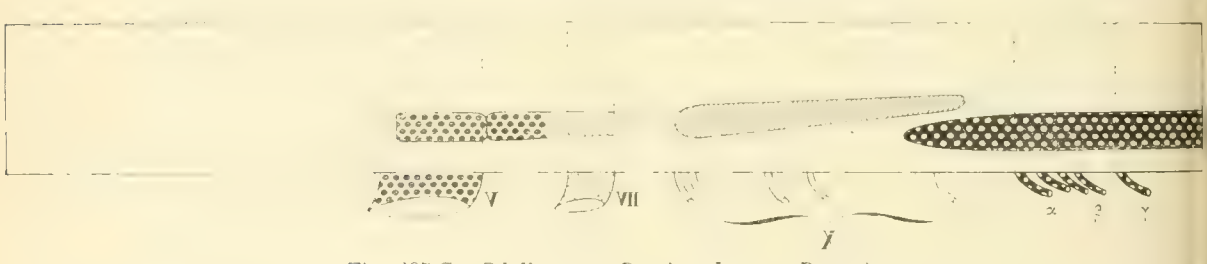


Fig. 205 C. Bdellostoma Dombey Lacep. (BLACK).

Fig. 205. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzel und Kerne bei zwei Zyklostomen.

Die Vordergrenze der hintern Säule ist genau zu bestimmen; bei der hintern Grenze ist dies schwieriger. Man geht aber wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß sich der Vaguskern kaudalwärts etwa so weit ausdehnt, wie es dem frontalen Anfang der spino-okzipitalen Zellsäule entspricht. JOHNSTON gibt den Calamus scriptorius (Pfeil des Diagrammes) als Grenze an, was mit dieser Annahme nicht in Streit ist.

Die Grenze zwischen den Glossopharyngeuszellen und den Vaguszellen ist nicht scharf markiert. Der Übergang ist ein allmählicher, wenngleich perlschnurartige Verdünnungen der Zellsäule an der Stelle nicht selten sind.

Die ganze Säule hält eine dorsale Lage ein.

1. Dieselbe Schraffierung deutet auch den Accessorius Kern an, wo er vorkommt.

Irgend eine Andeutung von ventraler Verlagerung ist nicht zu sehen. Ihre Dendriten dehnen sich aber in vielen Richtungen aus. Einige größere begeben sich in lateraler und ventro-lateraler Richtung: ein Beweis, daß die Ausläufer dieser Zellen bereits die Reize ventrolateraler Fasersysteme empfinden, welche wohl hauptsächlich durch Verästelungen der Trigeminuswurzel und der diesen sich anlegenden Hautfasern der andern Kiemenbogennerven gebildet werden.

Fig. 206. Sagittalschnitt (lateral von Fig. 204) von Petromyzon marinus. Die hintere und vordere viszerale Zellsäule.

Die *vordere viszerale Zellsäule* (Fig. 206) enthält in ihrem hintern Abschnitt den VII-Kern (Fig. 207), in dem vordern den V-Kern.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß zwischen beiden Zellen liegen, welchen der Abducens seinen Ursprung verdankt; denn, wie bekannt, gehen die Fasern der Abducenswurzel intrakraniell und intrazerebral mit der V.-wurzel zusammen und lassen sich in der Oblon-

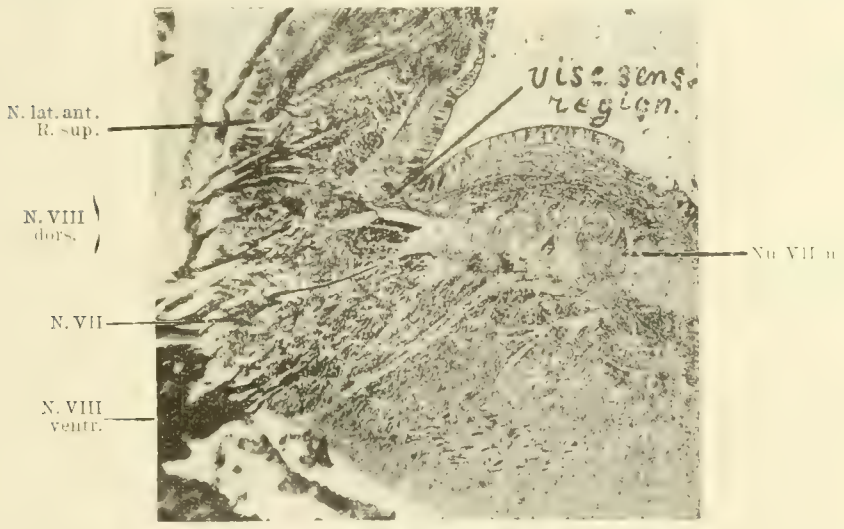


Fig. 207. Motorischer Facialis-Kern von Petromyzon marinus. Silber-Präparat.

gata auch nicht wieder von letzterer trennen (TRETJAKOFF: Ammocoetes). Es ist daher wahrscheinlich, daß die entsprechenden Wurzelzellen dem Trigeminuskern einverleibt oder wenigstens angrenzend sind.

Wenn dies näher bestätigt wird, haben wir darin insofern eine interessante Tatsache zu erblicken, als dann in diesem Abschnitt noch eine wenig scharfe Trennung zwischen der viszero- und somato-motorischen Säule vorliegen würde, was sehr wohl möglich ist, mit Hinsicht auf das, was wir von dem primitiven Verhalten dieser Säulen wissen (vergl. S. 453).

Wir dürfen übrigens nicht aus dem Auge verlieren, daß in der vordern viszeralen Säule der Oblongata die motorischen Zellen eine weit größere, breitere Strecke des Ventrikelbodens einnehmen als in der hintern viszeromotorischen Säule. Während sie sich in der letztern auf die dorsolaterale Region beschränken, treten sie in der vordern Region viel nährer an die Medianlinie heran und schon auf Grund dessen ist es nicht auszuschließen, daß die mehr medianwärts gelegenen Elemente dieser Säule tatsächlich somatomotorische wären, dem Abducens zugehörend. Von einer scharf gesonderten Abducens-Gruppe ist hier aber jedenfalls keine Rede.

Der *Facialis*-Kern von Petromyzon liegt ganz dorsal auf dem Niveau des VII-Wurzel-Eintrittes und dehnt sich etwas kaudalwärts davon aus. Dies ist die primitivste Lage jenes Kernes (Fig. 207), die uns nur deshalb wundert, weil wir mehr an die außerordentlich komplizierten und sekundär veränderten Verhältnisse bei Säugern gewöhnt sind.

Der Kern stellt bei Petromyzon ein einheitliches Gebilde mit dem *Trigeminus*-Kern dar (nur dann und wann durch eine große Müller'sche Zelle davon getrennt) Dieser Zusammenhang beruht wohl auf dem Umstande, daß die motorische VII, zusammen mit der motorischen V-Wurzel einen erheblichen Anteil an der Innervierung der Muskulatur der sogenannten „Zunge" der Zyklostomen nimmt, deren Sensibilität hauptsächlich durch den Trigeminus sorgt wird.

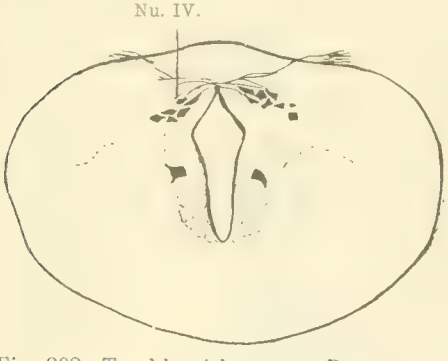


Fig. 208. Trochleariskern von Petromyzon marinus. Kombinierte Zeichnung.

Der Trigeminus-Kern hält ebenfalls seinen dorsalen Platz inne, und von einer ventralen, bezw. ventrolateralen Verschiebung ist auch hierbei keine Rede. Der Kern liegt genau so wie der in Fig. 207 abgebildete Facialis-Kern, nur sind seine Elemente etwas größer.

Die *Augenmuskelkerne* des *Trochlearis* und *Oculomotorius* zeigen beim Neunauge Eigentümlichkeiten, die für unsere Kenntnis jener Nerven von größtem Interesse sind. Der Trochleariskern liegt nicht, wie bei den meisten Tieren, ventral vom vierten Ventrikel, sondern dorsal davon im Velum anticum cerebelli (Fig. 208), oberhalb des Sulcus limitans und hinter seinem eigenen Wurzelaustritt, etwa in dem Areal des Trigeminuseintrittes (vergl. das Diagramm, Fig. 205 B). Est ist eine ganz auffallende Tatsache, daß der

Kern näher beim Trigeminuskern als beim Oculomotoriuskern liegt, was aber völlig in Übereinstimmung mit dem von HOFMANN bei ACANTHIAS gemachten Befunde ist, daß der M. obliquus superior der Trigeminus-Muskulatur entstammt und die Trochleariswurzel sich vom Trigeminus sekundär abspaltet (der ihn bei Amphibien, s. d., wohl einmal zu vertreten scheint).

Außerdem ist es in völliger Übereinstimming mit der BOK'schen Deutung des Trochlearis als viszeralen Nerven (S. 455.).

Der *Oculomotoriuskern* besteht aus zwei Zellanhäufungen, die bei dem einen Tiere derselben Art mehr getrennt bleiben, bei dem andern (in dem im Diagramm wiedergegebenen Falle) fast ganz ineinander übergehen. — (Fig. 209). — Die dorsale Gruppe, welche sich mehr kaudalwärts ausdehnt, besteht aus etwas größern Zellen als die ventrale Gruppe.

Fig. 209. Oculomotoriuskern von Petromyzon marinus.

Es haben sich Stimmen dafür erhoben, den ventralen Kern nicht zum Oculomotorius-Wurzelkern zu rechnen. TRETJAKOFF z.B. gibt mit ziemlich großer Bestimmtheit an, daß die Achsenzylinder des ventralen Kernes nicht in die Wurzel hineingehen.

Die meisten Autoren behaupten dagegen, daß letzteres wohl der Fall sei, und die Tatsache, daß der ventrale und der dorsale Kern in einem Falle, wie dem hier abgebildeten, so gleichmäßig ineinander übergehen, während der ventrale Kern in seiner Lage ganz dem Wurzelaustritt des III. entspricht, läßt vermuten, daß der ventrale Kern dem Oculomotorius-Komplex zugerechnet werden muß.

Nähere Untersuchungen sind hier aber notwendig.

Myxinoiden.

In dem stark reduzierten Gehirn der *Myxinoiden* fehlen verschiedene Nerven. So ist bei der gänzlichen Reduktion der Augen keine Spur von Augenmuskelkernen vorhanden (SANDERS, HOLM u. A.). Auch ist es so gut wie sicher, daß der motorische Glossopharyngeus hier nicht vorhanden ist und vielleicht auch der erste eigentliche Vagusast fehlt (JOHNSTON, RÖTHIG, BLACK).

Dabei ist das Gehirn von Myxine (auch dasjenige von Bdellostoma; BLACK) in frontokaudaler Richtung sehr komprimiert (FÜRBRINGER). Letzteres ist auch wohl Ursache, daß man aus den Diagrammen den Eindruck bekommen könnte, als dehne sich die spino-okzipitale Zellsäule bei diesem Tiere weiter nach vorn aus als bei Petromyzon. Diese Kompression ist auch Ursache, daß die Verkürzung der vorderen Spitze der hinteren viszeralen Säule nicht in dem Diagramme zum Vorschein tritt und diese Säulen in der Rekonstruktion von Petromyzon und Bdellostoma fast zusammenfallen.

Da wir aber wissen, daß die Zahl der hinteren Kiemenbogen hier größer ist als bei Petromyzon, während der Glossopharyngeus hier fehlt, ist es wahrscheinlicher, anzunehmen, daß Reduktion an der Vorderspitze von einer Apposition an dem hinteren Ende ergänzt ist, umsomehr, da das Verhalten des hintern Endes der Vagussäule zur spino-okzipitalen Säule bei Bdellostoma für eine Verlängerung in kaudaler Richtung spricht.

Diese Vermutung wird nun bestätigt, wenn man bei *Myxine* die Zusammendrängung, welche das Gehirn von hinten her erfahren hat, redressiert und die vorderen Grenzen der spino-okzipitalen Nerven untereinander stellt (Fig. 210*a* und 210*b*), wie Röthig es tat.

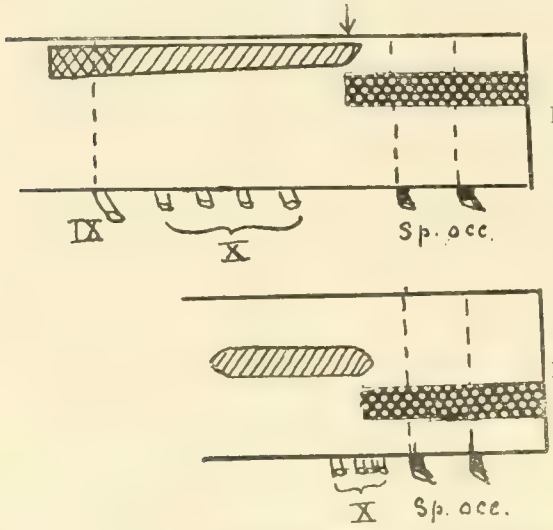


Fig. 210*a*.

Fig. 210*b*.

Fig. 210*a*. Hinterer Abschnitt der Oblongata von Petromyzon.
Fig. 210*b*. Hinterer Abschnitt der Oblongata von Myxine; nach Röthig.

Es stellt sich dann heraus, daß die Verkürzung, welche die hintere viszerale Säule bei Myxine aufweist, hier sicher den vorderen, d. i. den Glossopharyngeus-Abschnitt, betrifft.

Eine andere Differenz mit Petromyzon zeigen die Myxinoïden darin, daß alle viszeromotorischen Zellen eine viel ventralere Lage haben. Tritt dies schon in der Vagussäule hervor, so ist es noch auffallender in der Zellmasse, welche dem Trigeminus und dem Facialis ihren Ursprung gibt. Die *vordere viszerale Säule*, aus der diese Nerven entstehen, hat eine ganz ventrale Lage angenommen und liegt an der grauen Substanz der sensiblen deszendierenden Trigeminuswurzel entlang (Fig. 211) (Röthig, Myxine; Black, Bdellostoma).

Facialiswurzel und *-kern* sind nicht groß. Auch die Ursprungszellen selber des VII sind etwas kleiner als diejenigen des Trigeminus. Sie liegen in dem kaudalsten Abschnitt des hintern Trigeminuskernes. Der Trigeminus selber weist zwei deutlich getrennte motorische Wurzelbündel auf, welche jedes zu einem mehr oder weniger getrennten Kern ziehen, von denen der vordere der größte ist (Fig. 205 C), während der hintere auch die Ursprungszellen des Facialis enthält.

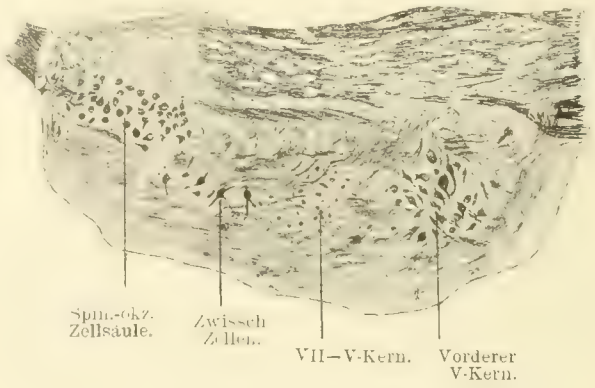


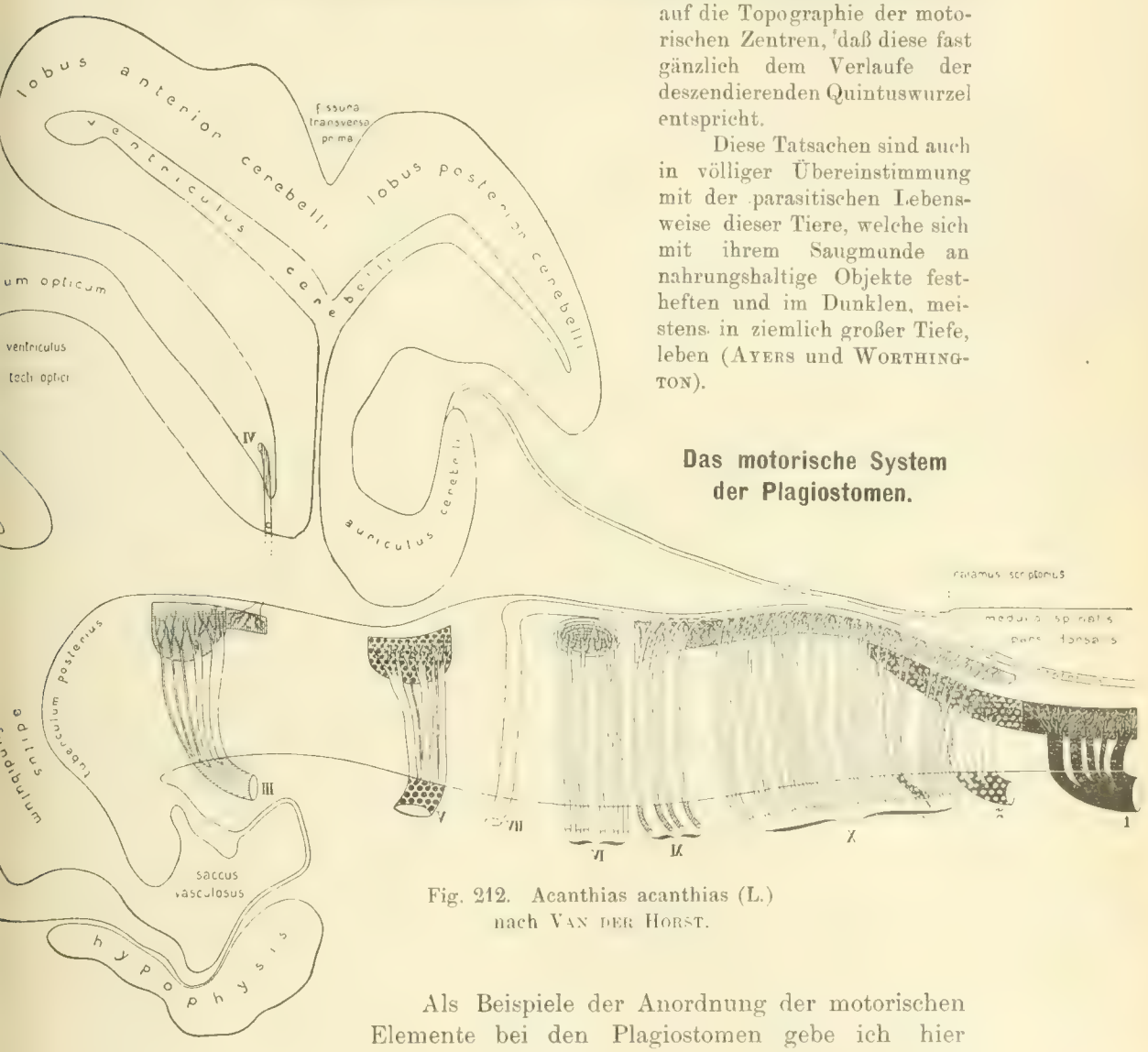
Fig. 211. Seitlicher Sagittalschnitt durch die Oblongata von Myxine glutinosa; n. Röthig.

Der große Unterschied, welchen Myxine und Bdellostoma im Vergleich mit Petromyzon aufweisen, liegt außer in der obenerwähnten Reduktion verschiedener motorischer Wurzeln (III, IV, VI, IX) und in der kaudalen Kompression

des Gehirnes auch in der geringern Entwicklung viszeral-sensibler Systeme.

Dadurch hat die hier gerade hypertrophierte sensible deszendierende Trigeminuswurzel einen so überwiegenden Einfluß auf die reflektorische Tätigkeit und somit auf die Topographie der motorischen Zentren, daß diese fast gänzlich dem Verlaufe der deszendierenden Quintuswurzel entspricht.

Diese Tatsachen sind auch in völliger Übereinstimmung mit der parasitischen Lebensweise dieser Tiere, welche sich mit ihrem Saugmunde an nahrungshaltige Objekte festheften und im Dunklen, meistens in ziemlich großer Tiefe, leben (Ayers und Worthington).



Das motorische System der Plagiostomen.

Fig. 212. Acanthias acanthias (L.) nach Van der Horst.

Als Beispiele der Anordnung der motorischen Elemente bei den Plagiostomen gebe ich hier verschiedene Rekonstruktionen von Haien und Rochen. (Fig. 212, 214 und 220).

Daraus geht Folgendes hervor:

Die *spino-okzipitale Zellsäule*, welche sich im Zervikalmark selber etwas mehr ventralwärts ausdehnt, fängt bereits kurz hinter dem Calamus scriptorius an, sich etwas mehr auf die dorsomediale Region zu beschränken. Es scheint, daß die mediozentralen Zellen des Rückenmarks sich am weitesten frontalwärts ausdehnen (Fig. 212).

Ob die zwei vordersten Wurzeln von Petromyzon (α und β) homolog sind mit den zwei vordersten von Heptanchus und Hexanchus (w und x) ist zweifelhaft, weil bei den Petromyzonten noch praemandibuläre Segmente vorkommen sollen. Jedenfalls treten die mit lateinischen Buchstaben angegebenen Wurzeln bei den Plagiostomen durch das protomer vergrößerte Cranium aus, was bei den Petromyzonten mit den mit griechischen Buchstaben bezeichneten Wurzeln nicht der Fall ist, weil das Cranium dort hinter der Ohrblase abschließt. Die mit lateinischen Buchstaben versehenen (w, x, y, z) Wurzeln und deren Kerne gehören den occipitalen Nerven Fürbringer's an. Ihre Zahl ist verschieden bei den Haien, und bei den Rochen (vergl. Fig. 220) fehlen sie. Dort treten alle kaudalen Ventral-Wurzeln hinter dem Cranium aus. In wieferne diese topographischen Differenzen auch mit intrinsiken Unterschieden zusammen gehen, inwiefern also die Abwesenheit von okzipitalen Nerven (wie bei den Rochen und, wie wir später sehen werden, bei den Teleostiern) stets mit einem entsprechenden Schwund peripherer Muskeln zusammengeht, ist nicht in jedem Falle gleich. Wohl wissen wir aber, daß mit der Verkürzung des Zervikalgebietes, welche bei jenen Tieren vorliegt tatsächlich Skelett- und Muskelreduktionen zusammengehen. Für weitere Details dieser Frage verweise ich nach der Arbeit Fürbringer's und namentlich auch nach der vorzüglichen Darstellung von van der Horst (s. auch S. 474).

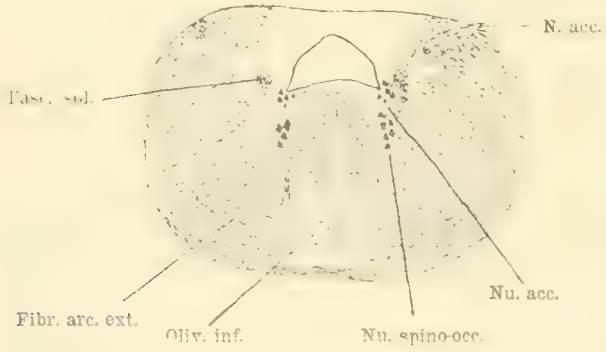


Fig. 213. Querschnitt durch die Calamus-Gegend von Galeus canis.

Die Lage der vorderen okzipitalen Zellsäule ist in Fig. 213 wiedergegeben.

Die *hintere viszerale Säule* der Plagiostomen unterscheidet sich prinzipiell von derjenigen des Neunauges, indem auch der *Facialiskern* — welcher beim Neunauge in der vordern viszeralen Säule liegt — sich hier der hintern Säule angeschlossen hat(Fig. 212, 214 und 220).

Die Gründe hierfür sind die mächtige Entwicklung des Geschmackssystems der sensiblen VII-, IX- und X-Wurzel und die Endigung der sensiblen VII-Wurzel in dem gemeinschaftlichen sensiblen VII—IX-Kern auf dem Niveau des IX-Wurzeleintrittes, wie ich in einem vorigen Kapitel (S. 283) ausführlicher beschrieben habe.

Da die große sensible Wurzel des VII bei den Haien in dem sensiblen IX-Kern endet, ist das Hauptreflexzentrum des motorischen VII-Kernes nach hinten verlegt. Dies hat die Verlagerung des motorischen VII-Kernes und seinen Anschluß an die motorische Glossopharyngeussäule zur Folge

Daß den Geschmacksreflexen diese Rolle zukommt, wird nicht nur durch das Unterbleiben dieser Verlagerung bei Petromyzon bewiesen, wo der kaudale Geschmackskern, wie früher betont, sehr wenig entwickelt ist, sondern auch durch das Verhalten bei den Vögeln (s. S. 507).

Es ist selbstverständlich, daß durch den Anschluß des motorischen VII-Kernes an den IX-Kern die hintere viszerale Zellsäule in ihrem vorderen Abschnitt verlängert wird im Vergleich zu Petromyzon.

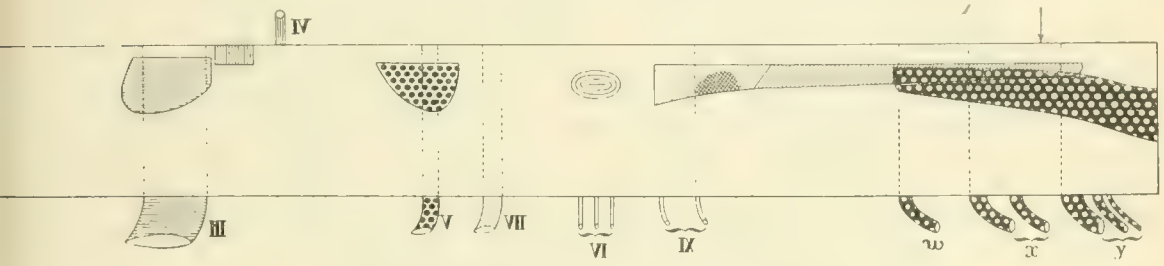


Fig. 214 A. Heptanchus cinereus (Gm.).

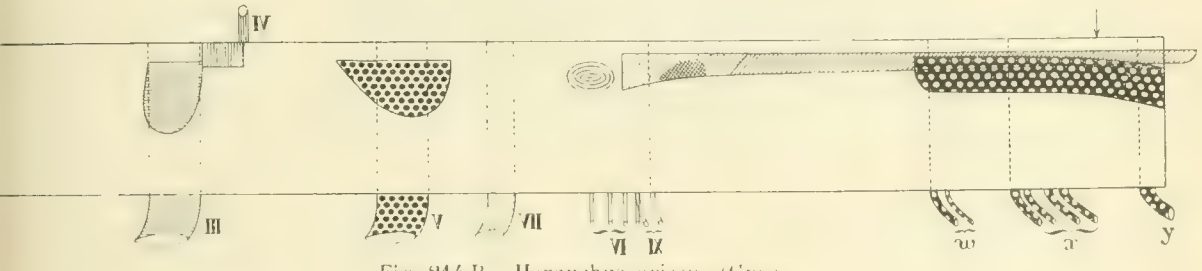


Fig. 214 B. Hexanchus griseus (Gm.).

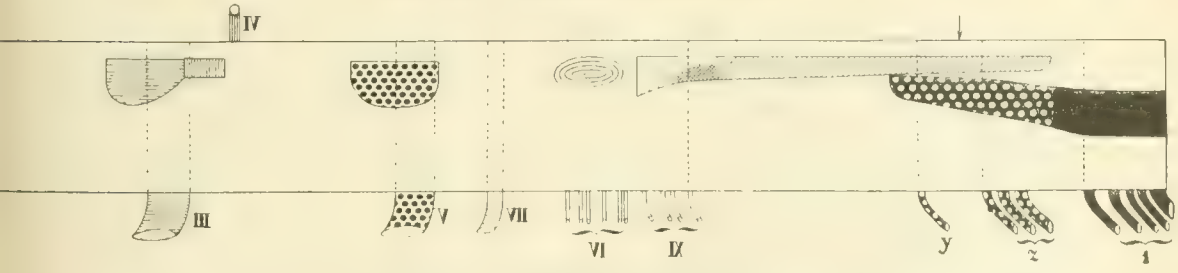


Fig. 214 C. Acanthias acanthias (L.).

Fig. 214. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei einigen Haien, n. VAN DER HORST.

Der horizontale Schenkel des Facialiswurzelknies ist also bereits bei den Haien gebildet, indem sich die motorische Facialiswurzel von ihrem Eintritt in die Oblongata zuerst dorsomedialwärts zum Boden des Ventrikels wendet und dann unterhalb des Ventrikelbodens, meistens im Anschluß an den Fasciculus longitud. centralis (Fig. 216: r. VII m.), kaudalwärts läuft.

Ein absteigender Schenkel fehlt aber den Haien, denn die VII-Zellen behalten ihre dorsale Lage bei, obgleich die Tendenz zu ventrolateraler Wanderung durch die Richtung, in welche ihre Hauptdendriten auswachsen, und auch durch die Form des Kernes angezeigt sein kann (vergl. Tafel III).

Der Kern ist völlig kontinuell mit dem motorischen Glossopharyngeus und Vaguskern (vergl. Fig. 214).

Die letztgenannten Kerne sind genau so gebaut wie der Facialiskern, nur liegt in dem Verlauf der Wurzelfasern ein Unterschied vor, indem diejenigen des Glossopharyngeus auf ihrem Wege manchmal den Facialiskern durchqueren und außerdem eine ganz kurze Schlinge machen durch den seitlichen Abschnitt des Fasciculus longitudinalis centralis (vergl. Fig. 215), was vielleicht ein Ausdruck dessen ist, daß die ursprüngliche Anlage dieser viszeromotorischen Zellen noch mehr medial war, als sie im ausgewachsenen Tiere scheint.

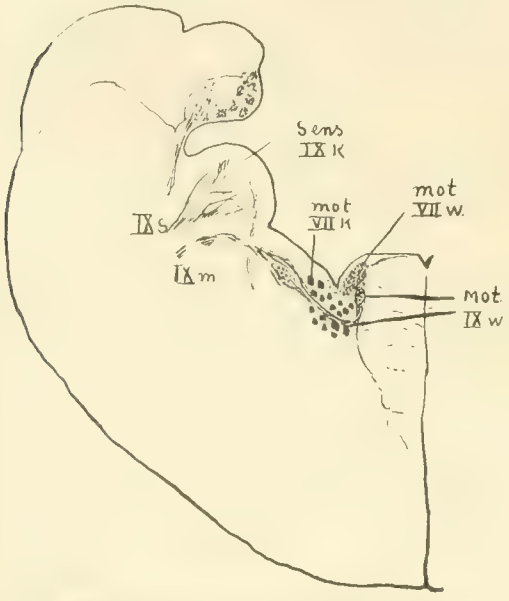


Fig. 215. Verlauf der motorischen Glossopharyngeus Wurzel durch den motorischen VII-Kern bei Scyllium.

Wir werden die laterale Lage in auffallenderer Weise bei den Reptilien und Vögeln finden (vergl. Fig. 238 B und 252), während der Wurzelverlauf durch den VII-kern bei den Teleostiern eigentümliche Folgen mit sich bringt (S. 476).

Die hintere Grenze der viszeralen Zellsäule dehnt sich bei manchen Haien, namentlich bei Hexanchus (Fig. 214 B), weiter aus als bei den Rochen (Fig. 220). — Bei den erstgenannten übertrifft sie auch in kaudaler Ausdehnung die Petromyzonten; bei Raja ist die Ausdehnung etwa gleich der bei den Petromyzonten (siehe die Diagramme)

Die Ursache dieses Unterschiedes zwischen den Haien und Rochen liegt vielleicht in manchen Fällen darin, daß die erstgenannten manchmal einen Trapezmuskel besitzen und daher einen N. accessorius und die Rochen nicht.

Ebenso wenig indessen eine Sonderung des Nervus accessorius vom Vagusstamme bei den Fischen vorhanden ist, ebenso wenig ist eine Sonderung des XI-Kernes von dem Vaguskern dort nachweisbar.

Der *Abducens-Kern* der Haie besteht aus ziemlich diffus angeordneten großen Elementen, neben dem zentralen Längsbündel (f. l. p.) zerstreut. Es ist meistens schwer, den Kern zytologisch abzutrennen. In der Mehrheit der Fälle muß die Wurzelfaserausdehnung über die Grenzen ihres Ursprungsgebietes Aufschluß geben.

Bei allen Haien liegen die Zellen sehr dorsal, und ihre Ausbreitung erstreckt sich etwa über das mittlere Drittel der Distanz zwischen VII- und IX-Wurzeleintritt. Entsprechend dieser Topographie treten die Wurzelfäden etwa in der Mitte zwischen VII- und IX-Wurzelniveau aus nahe

der Medianlinie (wie es auch bei den spino-okzipitalen und Rückenmarkswurzeln der Fall ist). In der Oblongata (Fig. 216) steigt die Wurzel mit einer medialen Konvexität nach oben und streift die seitliche Partie

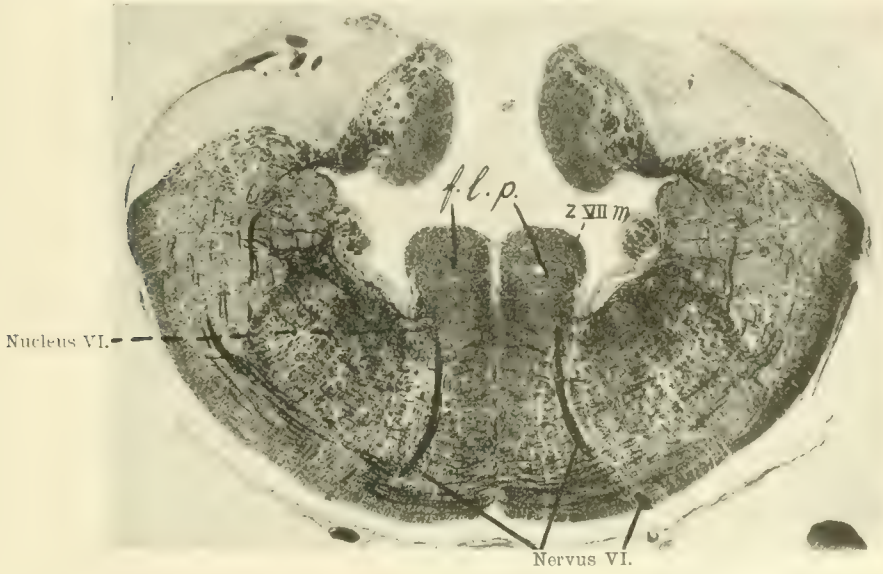


Fig. 216. N. Abducens bei Acanthias. *f. l. p.* = zentrales Längsbündel.

des zentralen Längsbündels, um dann ihren Ursprungszellen zuzustreben, wie dies namentlich bei Hexanchus und Acanthias sehr deutlich ist.

Die dorsale Lage des Abducenskernes bei den Haien hängt zweifellos mit der enormen Entwicklung der dorsalen vestibulären (und optischen) Reflexbahnen zusammen, welche dem Längsbündel bei diesen Tieren seine auffallend große Ausdehnung geben (vergleiche Fig. 216).

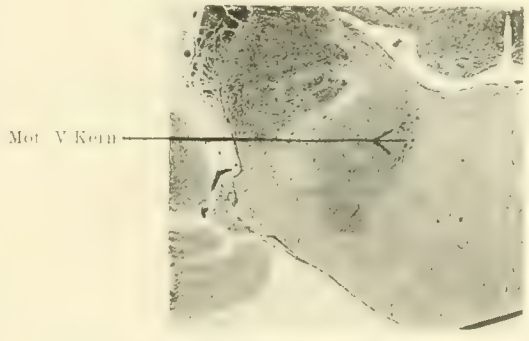


Fig. 217. Lage des motorischen Trigeminus-Kernes bei Raja clavata.

Es ist nämlich auffallend, welch einen großen Zuwachs von zerebello- und octavomotorischen (vestibulomotorischen) Fasern, das zentrale Längsbündel gerade an der Stelle des Abducenskernes empfängt. Dies erklärt auch seine kaudalere Lage zwischen VII- und IX-Niveau, weil dort die Vestibulariskerne am meisten entwickelt sind (N. VIII).

Der Abducens wird dann auch wohl als die funktionelle Vorderwurzel des Octavus betrachtet, obschon er ursprünglich dem Trigeminus-Neuromer zugehört (S. 452).

Der *Trigeminuskern* zeigt bei allen Plagiostomen etwa dieselbe Anordnung (Fig. 217). In diesem Kern ist, im Gegensatze zu dem Verhalten bei Petromyzon, die Andeutung einer ventrolateralen Verschiebung bereits deutlich vorhanden (Fig. 217), und zwar gilt dies für fast die ganze Länge des Kernes.

Das Grau der sensiblen deszendierenden Trigeminuswurzel (deren dorsaler Teil die mandibulären Fasern führt), hat wohl diesen Einfluß auf die Lage des motorischen V-Kerns (vergl. Myxine und die Säuger).

Ein interessantes Verhalten zeigen die *vordern Augenmuskelkerne* bei diesen Tieren, wenn man sie mit denen des Neunauges vergleicht. Während die sagittale Topographie des III-Kernes dieselbe geblieben ist und dieser Kern — obgleich jetzt ganz dorsal gelagert — noch auf dem Eintrittsniveau seiner Wurzel liegt, ist der *Trochlearis-kern* frontalwärts gewandert und hat (s. Fig. 214 und 220) Anschluß bekommen an dem Oculomotoriuskern, indem er zu gleicher Zeit unter den Ventrikel — resp. Aquäduktboden gekommen ist (Fig. 218).

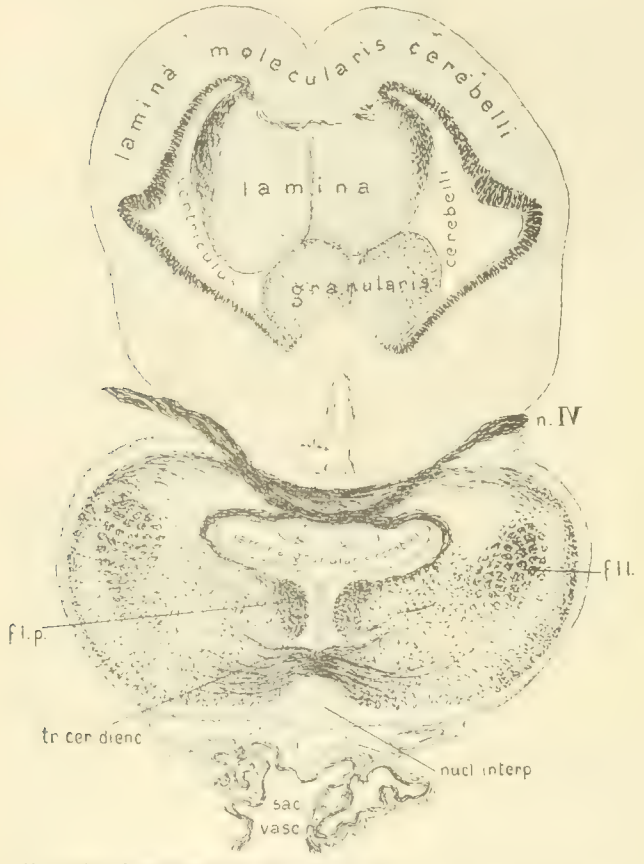


Fig. 218. Lage des Trochlearis-Kernes (auf dem f. l. p.) und Verlauf der Trochleariswurzel bei Acanthias, n. VAN DER HORST.

Da der IV-Wurzel-Eintritt jene starke Verlagerung nicht soweit mit macht, findet man den Kern jetzt frontal von seinem Wurzeleintritt (vergl. die Diagramme).

Bei den von mir untersuchten Tieren ist bei Spinax der Wurzeleintritt des IV bedeutend mehr nach vorn verschoben als bei den anderen Plagiostomen.

Weshalb bei dem einen Tiere die Wurzel sich mehr nach vorn verschiebt als beim andern, habe ich nicht mit Sicherheit konstatieren können. Es ist wahrscheinlich, daß die verschiedene Lage des Velum anticum, welche diese Unterschiede in der Lage des IV-Wurzeleintrittes bedingt, von den Variationen

in dem gegenseitigen Verhalten von Tectum opticum und Zerebellum abhängt, namentlich auch von Form und Größe des hintern Tectumabschnittes.

Bei fast allen von mir untersuchten Haien und Rochen geht der Trochleariskern allmählich in den III-Kern über, sodaß es oft schwer ist, die Grenze festzustellen.

Die Lage des Trochleariskernes (Fig. 218) in Hinsicht auf das zentrale Längsbündel und den Ventrikel ist übrigens bei allen Haien dieselbe. Er liegt in der Form eines liegenden Halbmondes dicht unter dem Ependym des Ventrikels, dorsolateral vom Fasciculus longitudinalis centralis (*f. l. p.*), teils darin eingebettet. Seine Länge im Vergleich zum III-Kern wird von dem Diagramm angegeben (Fig. 214 und 220).

Der *Oculomotoriuskern* der Selachier weist insofern einen großen Unterschied mit dem des Neunauges auf, als er größtenteils dorsal und sehr medial, teilweise zwischen dem linken und rechten zentralen Längsbündel gelagert ist (Fig. 219: Nu. III).

Bei Heptanchus und Hexanchus reicht der Kern frontal etwas ventraler, was mit einer ganz tiefen Einstülpung der medialen Spalte des Aquäduktes zusammengeht, dessen unterer Teil nicht geschlossen ist, sondern fast bis zur Commissura ansulata durchdringt. Ich bin geneigt, anzunehmen, daß dies dazu beiträgt, daß der III-Kern dort einen etwas mehr ventralen Platz einnimmt.

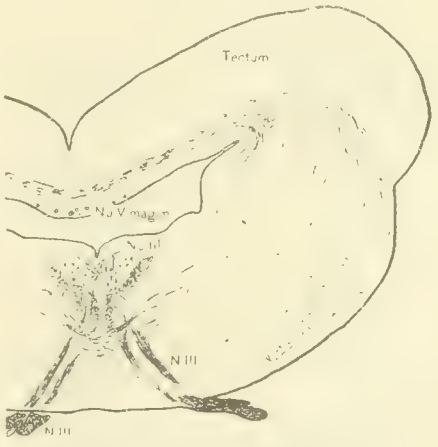


Fig. 219. Oculomotoriuskern von Selache maxima, n. Black.

Bei den andern Selachiern geht die eben erwähnte Spalte an dieser Stelle nicht so tief hinunter.

Der Oculomotoriuskern liegt dann zwischen den Längsbündeln, teilweise (namentlich kaudal) darüber sich seitlich ausdehnend und reicht weniger weit ventralwärts als bei den eben erwähnten Selachiern.

Eine Einteilung in Zellgruppen läßt sich bei den Haien kaum vornehmen. Man könnte höchstens den medianen Teil zwischen den beiden zentralen Längsbündeln, resp. zwischen diesen und der medianen Ventrikelspalte von dem hauptsächlich kaudal vorkommenden Abschnitt, welcher seitlich etwas über das zentrale Längsbündel umbiegt, unterscheiden. So würde man von einem medianen und einem dorsolateralen Teil sprechen können, welch letzterer also mehr der Lage des ihm benachbarten Trochlearis-Kernes entspricht. Diese Teile gehen aber gleichmäßig ineinander über und unterscheiden sich auch nicht durch den Zelltypus von einander. Von zwei verschiedenen Zellgruppen ist hier also kaum die Rede, im Gegensatz zu den Knochenfischen.

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß der Oculomotoriuskern, ebenso wie der Trochleariskern, kaum von bestimmten kleinzelligen retikulären Gruppen, wie wir sie bei höhern Tieren als konstantes Ergebnis finden, umgeben ist.

Es liegt hier also nur eine großzellige Masse vor, die keine wirklichen Gruppenbildungen aufweist.

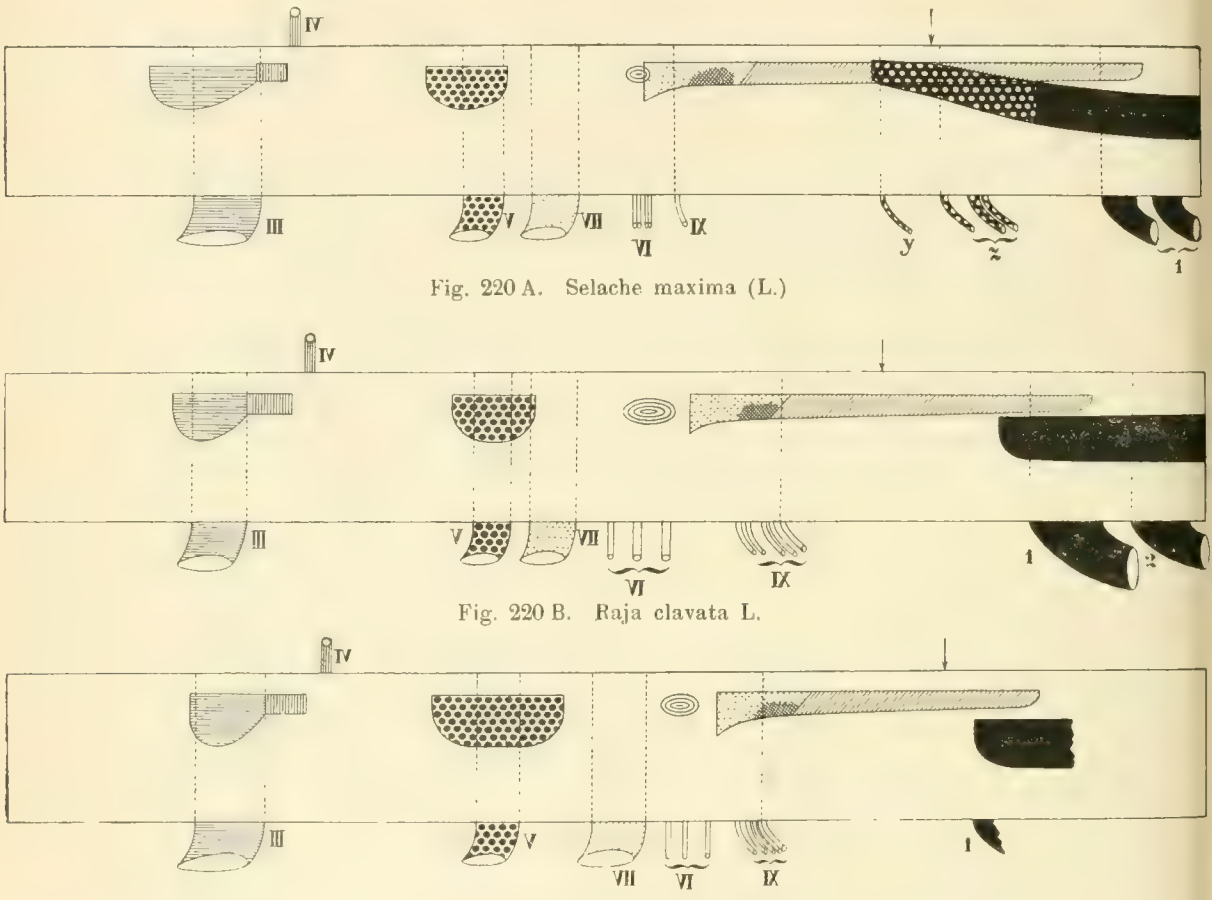


Fig. 220 A. Selache maxima (L.)

Fig. 220 B. Raja clavata L.

Fig. 220 C. Raja circularis Couch.

Fig. 220. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei einem Hai (Selache) und zwei Rochen. Nach VAN DER HORST.

Ob bestimmte Teile mehr speziell für die gekreuzten Fasern und ungekreuzten Fasern bestimmt sind, darüber möchte ich mich ohne Degenerationsversuche nicht aussprechen; wohl scheint es mir, daß die Zahl der gekreuzten Fasern bedeutend kleiner ist als die der ungekreuzten.

Das Verhalten der Kerne und Wurzeln bei den Rochen (Fig. 220 B, C) ist dem der Haie (Fig. 220 A) sehr ähnlich. Nur fehlt hier das spino-okzipetale System; auch ist die hintere viszerale Säule manchmal kürzer (S. 466).

Das motorische System der Ganoïden und Teleostier.

Die Anordnung der motorischen Wurzelelemente, welche wir bei den Plagiostomen haben kennen gelernt, geht einerseits (Fig. 221) über die Crossopterygier (Ganoïden) über in diejenigen der Knochenfische, anderseits über diejenigen der Dipnoï in die Anordnung der Amphibien (Fig. 237).

Die große Verschiedenheiten, welchen wir bei den Teleostiern finden und welche, wie VAN DER HORST in meisterhafter Weise nachwies, manch-

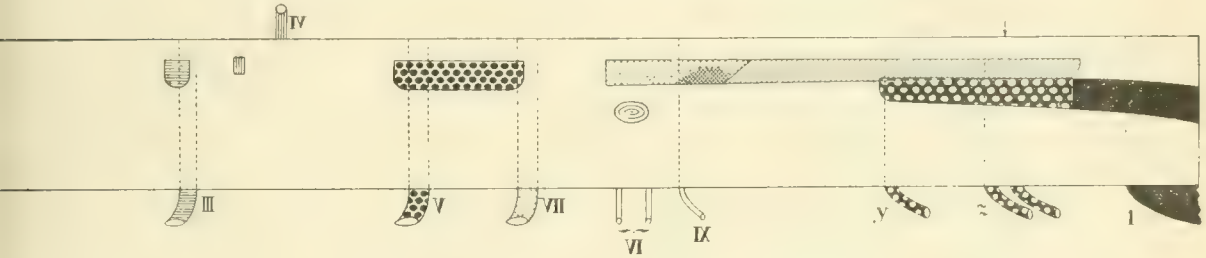


Fig. 221 A. Calamoichthys calabaricus J. A SMITH.

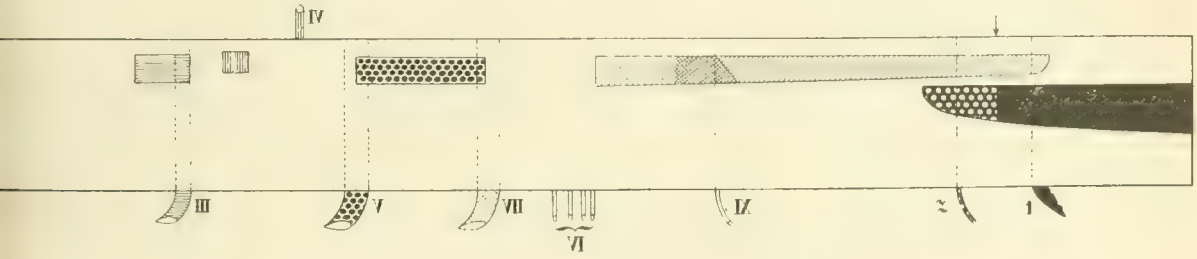


Fig. 221 B. Lepidosteus osseus (L.) (THEUNNISSEN).

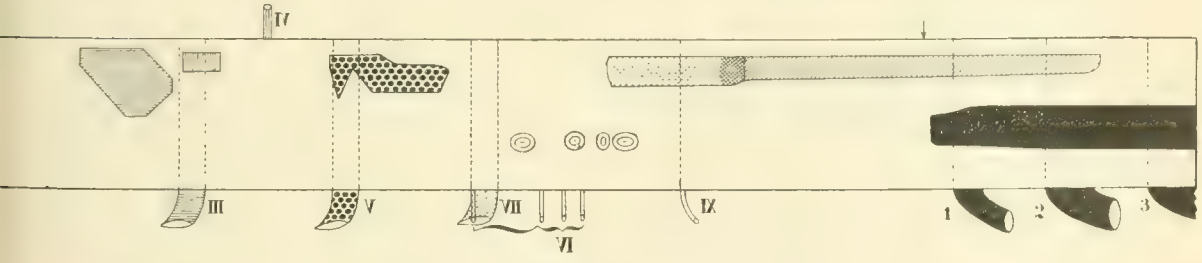


Fig. 221 C. Megalops cyprinoides (Brouss.)

Fig. 221. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei zwei Ganoïden und einem Teleostier (Megalops) nach VAN DER HORST.

mal einen ausgesprochenen taxonomischen Charakter zeigen, versteht man am besten, wenn man mit der Anordnung bei den Crossopterygiern und Ganoïden beginnt, deren Verhalten wir namentlich durch die Untersuchungen von VAN DER HORST, THEUNISSEN und DROOGLEEVER FORTUYN kennen.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß das Bild, welches z. B. Calamoichthys calabaricus (vergl. Fig. 221 A, n. VAN DER HORST) zeigt in den meisten Punkten noch eine treffende Aehnlichkeit aufweist mit dem Ver-

halten bei den Selachiern. Die somato-motorische Säule, welche den Uebergang zum Rückenmark darstellt, weist zwei deutlich entwickelte Okzipitalwurzeln auf (y und z), die hintere viszerale Säule ist kaudalwärts sehr lang und enthält die Facialis-, Glossopharyngeus- und Vaguselemente, auch solche, deren Wurzelfasern zum M. trapezius ziehen und somit einen Accessorius-Kern darstellen, welche jedoch so gleichmäßig übergeht in die dorsale Vagussäule, daß sie nicht apart markiert werden kann.

Der einzige Unterschied findet sich in den frontaleren Abschnitten der Oblongata, indem der Abducens-Kern (sehr klein bei Calamoichthys und sehr diffus; nicht genau abzugrenzen in Lepidosteus) etwas weniger dorsal liegt, was vielleicht mit der geringeren Entwicklung des zentralen Längsbündels bei diesen Tieren zusammenhängt.

Der Trigeminus Kern dagegen weist eine geringere ventrale Verlagerung auf als bei den Plagiostomen und ist mehr der Länge nach ausgedehnt.

Der meist typische Unterschied liegt schließlich darin, daß die nicht großen Trochlearis- und Oculomotorius-Kerne bei all diesen Tieren (für Polyodon, s. Black) getrennt bleiben und die IV-Wurzel kaudaler austritt.

Das *motorische System der Teleostier* ist sehr verschieden, je nach dem Tier, welches man untersucht. Bei den primitivsten Teleostiern findet man ein Verhalten, welches an die Ganoïden erinnert. Eine Übergangsform wäre Amia calva (Fortuyn), welche kaum von den Crossopterygiern abweicht. Ähnliches fand van der Horst bei Megalops (Fig. 221 und 222), obschon durch den Mangel an okzipetalen Wurzeln und durch die ventralere Lage des III-Kernes das Bild dort schon mehr dem allgemeinen Teleostiertypus ähnlich wird.

Außer den okzipitalen Wurzeln fehlt manchen Teleostiern auch die erste spinale Wurzel (Fig. 224 und 226).

Die *spinale Zellsäule* unterscheidet sich denn auch von der *okzipitalen* Säule der niederen Fische, daß sie sich weiter ventralwärts ausdehnt Da ihre dorsale Grenze meistens dieselbe bleibt, ist also der dorsoventrale Durchmesser dieses Kernes bei den Teleostiern recht groß, und trägt auch die vordere Spitze dieses Kernes dadurch völlig den Charakter eines Rückenmarkshornes (Fig. 223).

Durch innere Bogenfasern, welche in den Hinterhörnern des Rückenmarkes ihren Ursprung nehmen und teilweise als reflektorische Fasern (absteigende Neuronen) zu betrachten sind, werden die Vorderhörner dann und wann in zwei Teile geteilt, einen mediozentralen Abschnitt, nahe dem Zentralkanal, und einen ventrolateralen Abschnitt (s. auch Fig. 69 und 70).

Bei Teleostierlarven sind die zentralen Zellen etwas größer und haben sie eine reichliche Zahl von großen, sich ganz dunkel färbenden Fibrillen. Ihre Dendriten verästeln sich teils in angrenzenden Abschnitten der Substantia reticularis, teils in dem zentralen Längsbündel, wo sie mit den

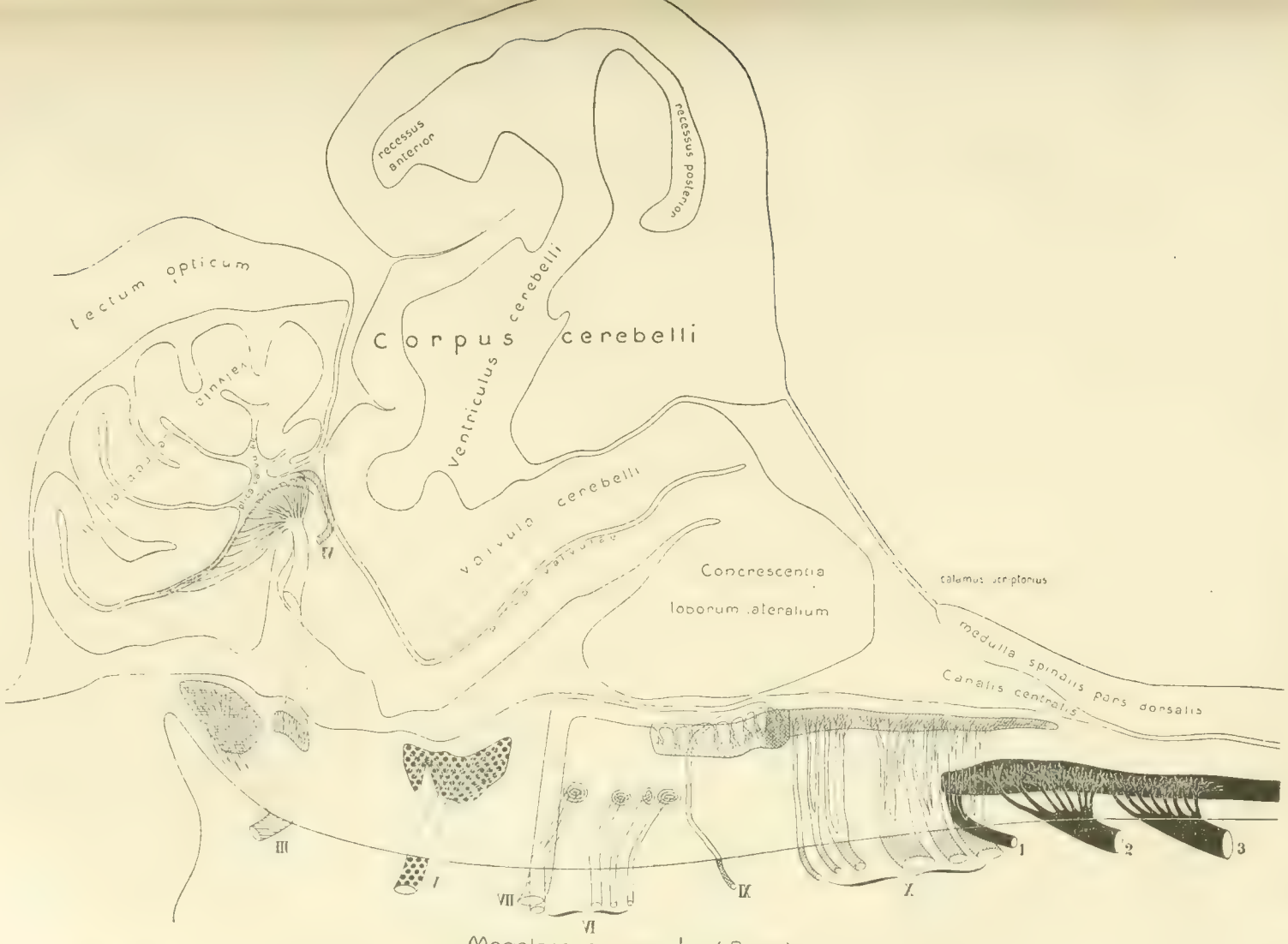


Fig. 222. Anordnung der motorischen Wurzeln ud Kerne bei einem relativ primitiven Teleostier, nach VAN DER HORST.

MAUTHNER'schen Riesenfasern (einer vestibulomotorischen) Bahn in Kontakt treten.

Die ventralen Zellen sind dort kleiner und haben auch kleinere, sich schwerer tingierende Neurofibrillen. Ihre Dendriten lassen sich nach allen Richtungen verfolgen (TELLO).

Die Abwesenheit der occipitalen (in den Diagrammen weiß punktierten) mediozentralen Zellgruppe, welche bei den Plagiostomen so groß ist, entspricht einer Reduktion in der ventralen (hypobranchialen) medianen Rumpfmuskulatur bei den Teleostiern, wo das Uebergangsgebiet zwisschen Kopf und Rumpf große Einschränkungen erfahren hat. Beide, die zentrale und ventrale Zellgruppe, dehnen sich meistens gleich weit frontalwärts aus und ihre Vordergrenze (Fig. 221 C, 224 C, 226 A und B) entspricht merkwürdigerweise oft (VAN DER HORST) dem Calamus scriptorius.

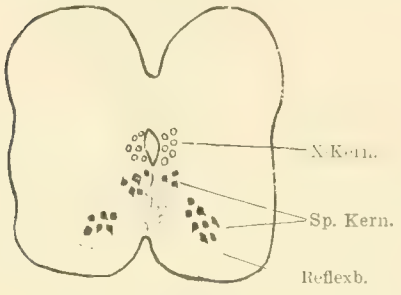


Fig. 223. Vaguskern (weisz) und Spinale Kerne (schwarz bei Lophius piscatorius.

Ich bekam den Eindruck, ebenso wie auch TELLO, daß die zentromedialen Zellen (welche in Gegensatz zu den Selachiern hier erst ziemlich kaudal gefunden werden) von den zentromedialen Faserbündeln beeinflußt werden (Fasciculus longitudinalis centralis und MAUTHNER'sche Fasern) und daß die ventrolaterale Gruppe sehr unter dem Einfluß der absteigenden Tr. tecto-bulbaris ventralis und der ventrolateralen Vestibularisbahn steht, namentlich unter dem Einfluß des von WALLENBERG beschriebenen Tr. octavo-motorius cruciatus ventro-lateralis, der nach seiner Kreuzung in der Octavus-region an dem ventrolateralen Rand der Oblongata kaudalwärts zieht, dann an dem hintern Abducenskern und an der ventrolateralen Seite des Stammes direkt unterhalb der peripheren Vorderhornzellen, entlang verläuft (Fig. 223).

Diese Bahn splittert sich in der peripheren Zellgruppe auf.

Ob die zentrale und die periphere Zellgruppe aparten Muskelsystemen oder besondern Bewegungen dienen, ist bis jetzt nicht experimentell entschieden. Ich habe oben, anläßlich des Unterschiedes in der Zellanordnung dieser Region bei Selachiern und Teleostiern, schon erwähnt, daß bei den Selachiern die weiter frontalwärts sich ausdehnende zentromediale okzipitale Zellsäule nur ventrale Medianmuskeln innerviert. Die vordere spinale Zellmasse der Teleostier beherrscht aber neben (kaudalere) Ventromedianmuskeln auch die Muskeln der Schultern und Flossen, namentlich dort wo die 1. spinale Vorderwurzel fehlt (Fig. 224 und 226). Gerade wie beim Säugerrückenmarke dürfen wir also auch die ventro-laterale Gruppe jenes spinalen Graus bei den Teleostiern in Verband bringen mit Extremitäten-Muskulatur, weil wir wissen daß die ventro-lateralen Zellgruppen

des Rückenmarkes den stelopodialen (Bolk) oder, im Allgemeinen, peripheren Gliedmaßmuskeln entsprechen (vergl. Kapitel I, Seite 192).

Interessant ist der Befund van der Horst's, daß bei einigen Teleostiern die ventro-laterale Zellgruppe sich sogar weiter nach vorne ausdehnt als die zentro-mediane (siehe Fig. 230), ein Beweis für die bedeutenden frontalen Reflexe welche die Wurzelzellen der Extremitäten empfangen.

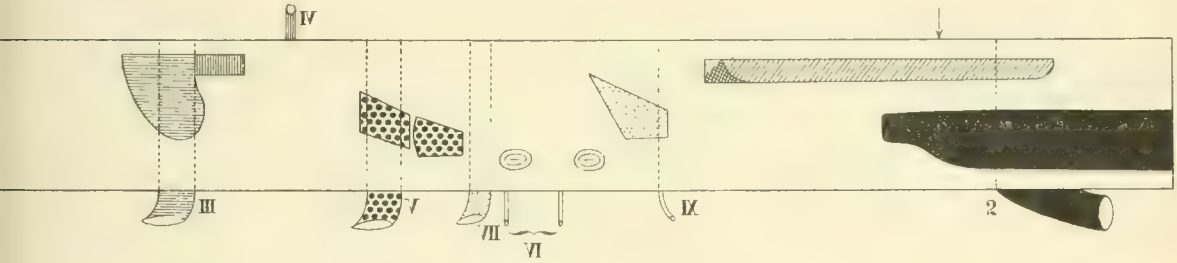


Fig. 224 A. Tinca tinca (L.) (Kappers).

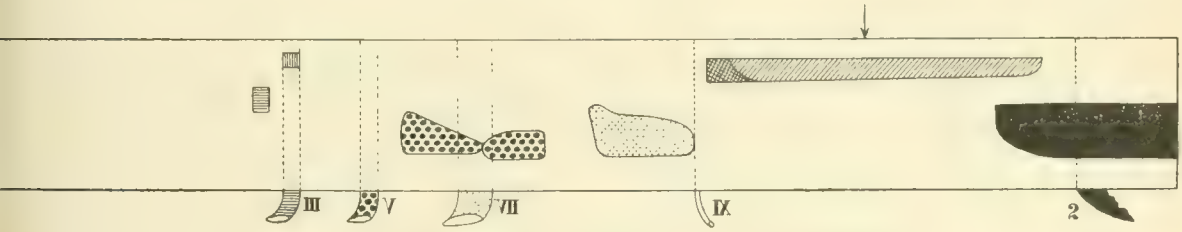


Fig. 224 B. Silurus glanis L. (Berkelbach van der Sprenkel).

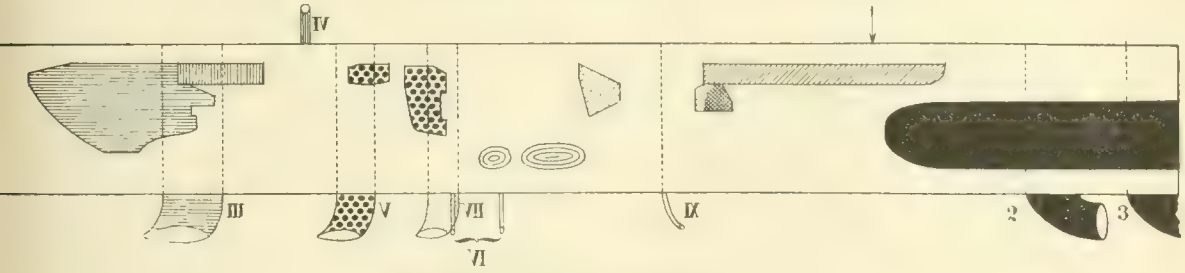


Fig. 224 C. Exocoetes evolans L.

Fig. 224. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei einer Schleie, beim Wels (Berkelbach van der Sprenkel) und beim Fliegenden Fisch (van der Horst).

Die *viszerale Zellsäule* zeigt bei fast allen Teleostiern eine erheblich größere Differenzierung als bei den Selachiern und Ganoïden.

Obschon die meisten Teleostier [1]), ebenso wie die Ganoïden, keinen wirklichen Trapezmuskel haben und somit von einem *Accessoriuskern* keine

[1]) Nach der Angabe Herrick's soll bei Menidia ein wirklicher M. trapezius vorkommen und somit auch ein N. accessorius. Van der Horst hat dieses Thema wieder aufgenommen, in Verband mit der Tatsache, daß er die Länge der hinteren viszeralen Säule bei verschiedenen Teleostiern sehr verschieden fand. Man vergl. hierzu seine Arbeit.

Rede sein kann, dehnt die hintere viszerale Säule sich hier im allgemeinen nicht viel weniger kaudalwärts aus als durchschnittlich bei den Selachiern der Fall ist, was vielleicht (v. d. Horst) dem Umfang der M.M. arcuati transversi zu danken ist, welche vielleicht derselben Anlage entstammen als der Trapezius (Dietz).

In dem hintern Teil dieser Säule findet man bei allen Teleostiern sonst als eine ziemlich geschlossene Zellreihe den *Vaguskern*, dessen vorderer Abschnitt bei den primitiven Teleostiern auch die IX- und (Fig. 222) alle Facialiswurzelfasern aussendet. Bei weniger primitiven Arten kann man nur einen Teil der Facialisfasern darin verfolgen, während andere aus einem aparten Kern hervorgehen, der bei einigen Arten (Siluris glanis, Fig. 224 B) alle Facialis-Fasern entsendet. Schließlich können auch die Glossopharyngeus Zellen sich von der dorsalen viszeralen Säule lostrennen (Fig. 226).

Die Art, wie die *Glossopharyngeus*wurzelfasern ihren Kern erreichen in den Fällen, wo er noch einheitlich ist mit dem Vaguskern, und der Facialis-Kern sich ganz oder teilweise sequestriert hat, ist eine sehr eigentümliche.

Fig. 225. Motorischer Vaguskern und Wurzel bei Lophius piscatorius.

Nach ihrem Eintritt verlaufen die Glossopharyngeusfasern dann weit nach vorne, durchqueren den frontalen VII-Kern (s. Fig. 227) und kommen wieder medial von diesem Kerne zum Vorschein.

Neben dem zentralen Längsbündel ziehen sie dann, eventuel mit denjenigen VII-Wurzelfasern, die zum hinteren VII-Kern gehören, kaudalwärts, um mit den letztgenannten in den vorderen Abschnitt der Vagussäule einzutreten [1]).

Diese frontale Bucht, welche die IX-Wurzel beschreibt, wird durch die frontale Verlagerung des vordern VII-Kernabschnittes verursacht, durch welchen Abschnitt die IX-Wurzel bereits bei den Haien hindurchtritt (vergl. hierzu Fig. 215).

Wenn der Glossopharyngeuskern sich von der Vagussäule abtrennt (Fig. 226), kann er mit dem Facialiskern eine ventralere Lage, unterhalb des Vaguskernes, einnehmen, was möglicherweise auf eine Reizung durch ventro-laterale spino-bulbäre Fasern zurückzuführen ist (vergl. auch Fig. 230). Man findet dies nämlich speziell dort, wo die zervikale oder spinale V Sensibilität hypertrophiert ist (vergl. Seite 141; auch 494).

[1]) Wie oben bemerkt, gebe ich die Beschreibung des Wurzelverlaufes gegen den Reizstrom (nach der Ursprungszelle hin), weil man die Wurzel auch in Praxi meistens auf diese Weise verfolgt.

Die auffallendste Erscheinung an den *Facialiswurzelzellen* der Teleostier ist ihre bereits erwähnte Teilung in *zwei Kerne*, von denen der vordere oft ganz frei wird, während der hintere dem IX-Kern angeschlossen bleibt (Fig. 226).

Die Ursache dieser Differenzierung ist uns noch nicht sicher bekannt.

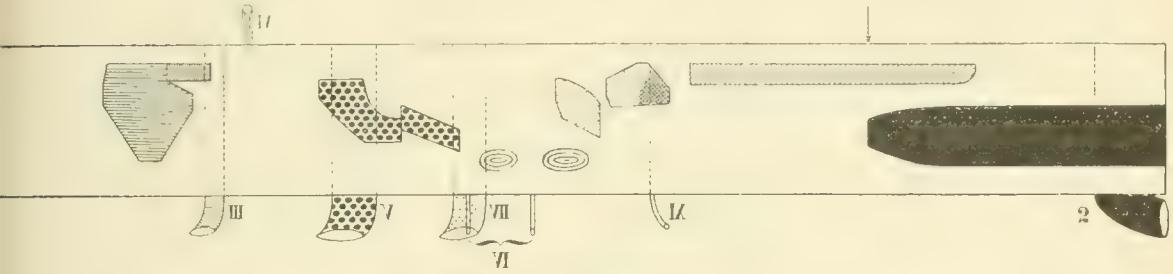


Fig. 226 A. Gadus aeglefinus L.

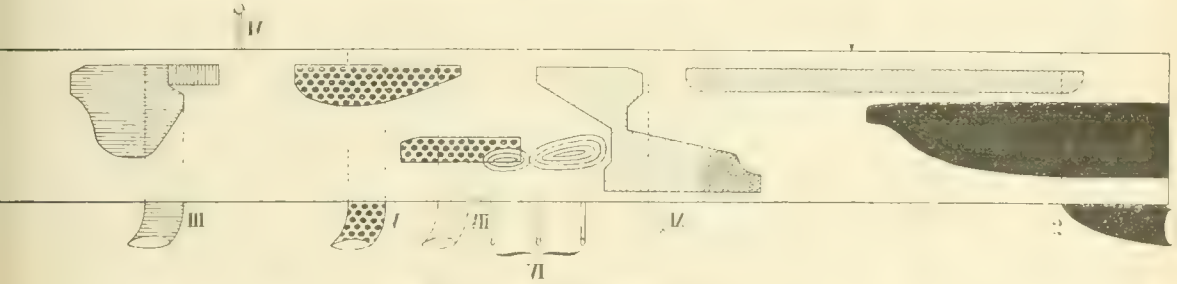


Fig. 226 B. Lophius piscatorius L.

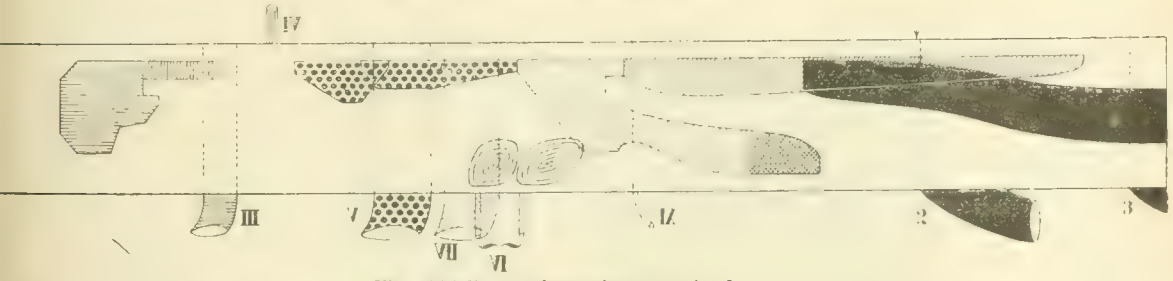


Fig. 226 C. Orthagoriscus mola L.

. 226. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne beim Schellfisch, Anglerfisch und Mondfisch (n. Van der Horst).

Es scheint mir möglich, daß der vordere Kern, welcher in seiner Topographie oft mit dem V-Kern übereinstimmt, bei dem Schluckakt funktioniert, während der Facialiskern, welcher dem IX-kern angeschlossen bleibt, mit dem Kiemenapparat zu tun hat. So wäre es denkbar, daß die bei den Teleostiern vom Facialis innervierten Levator und Adductor Operculi in dem hintern VII-Kern ihre Repräsentation hätten.

Der vordere VII-Kern verschiebt sich oft weiter nach vorne (Fig. 224), der hintere manchmal nach hinten (Fig. 226 und 230).

Wie Fig. 228 zeigt, legen sich die vorderen Facialis-Zellen teilweise an dem Grau der vordern Geschmacksbahn (Tr. sec. gust.) entlang. Bei einem Tier wie Tinca, wo die Geschmacksfaserung noch sehr viel größer ist als bei Gadus, ist diese Annäherung noch auffallender. Am meistens evident ist sie jedoch bei den Siluroïden (Berkelbach v. d. Sprenkel: Fig. 224 B).

Als Argument für die Auffassung, daß der Platz dieses Kernes durch jene Faserung bedingt wird, gilt also, daß seine ventrolaterale bezw. ventrale Verschiebung größer ist, je nachdem diese (ventrolateral liegende) Bahn größer ist.

Auch der hintere VII-Kern kann sich vom Vaguskern sequestrieren, wie z.B. schon beim Gadus der Fall ist (Fig. 226).

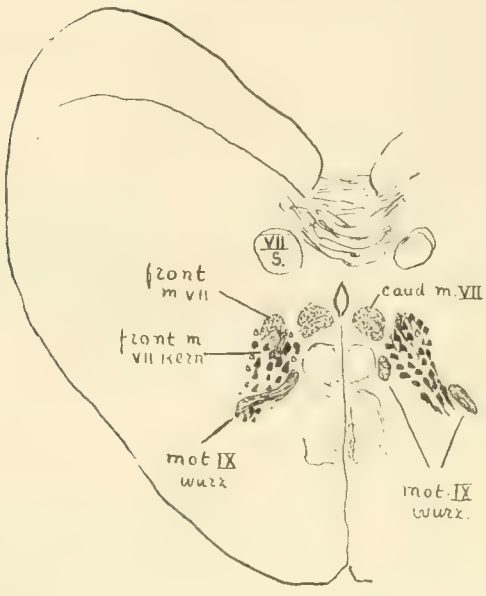


Fig. 227. Durchtritt der motorischen Glossopharyngeuswurzel durch den frontalen Facialiskern beim Schellfisch.

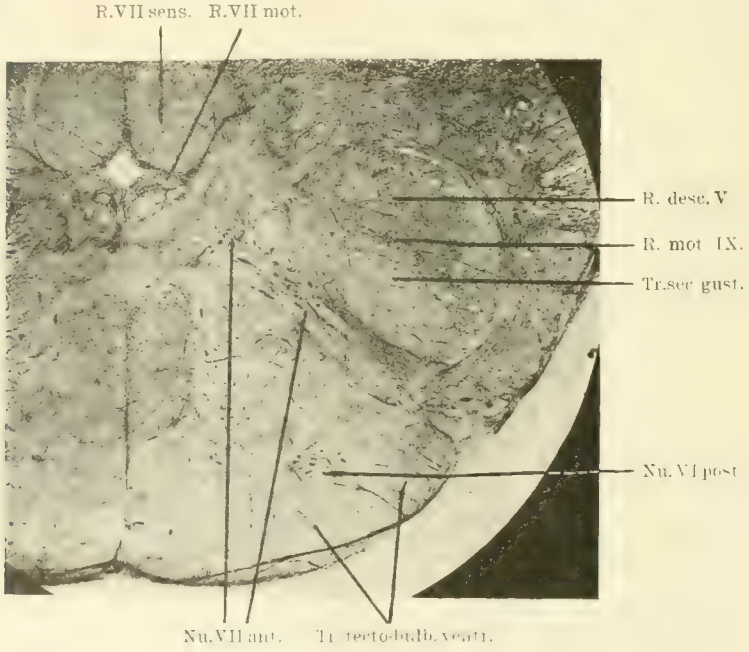


Fig. 228. Vorderer motorischer Facialiskern und hinterer Abducenskern bei Gadus morrhua.

Bei Lophius und Orthagoriscus (Fig. 226) weist der ganze Kern eine große Selbstständigkeit auf: kein vagaler VII-Kern besteht, und die Wurzelzellen des VII-Nerven verteilen sich über einen großen dorsalen und einen noch etwas größern ventralen VII-Kern, die durch eine enge Brücke von VII-Zellen verbunden sind (Fig. 229). Der untere Kern, gleichzeitig die mehr kaudale Partie, enthält auch den Glossopharyngeuskern.

Daß hier, wie bei Tetrodon (Fig. 230), wahrscheinlich spinale V Reflexe eine Rolle spielen ist bereits erwähnt.

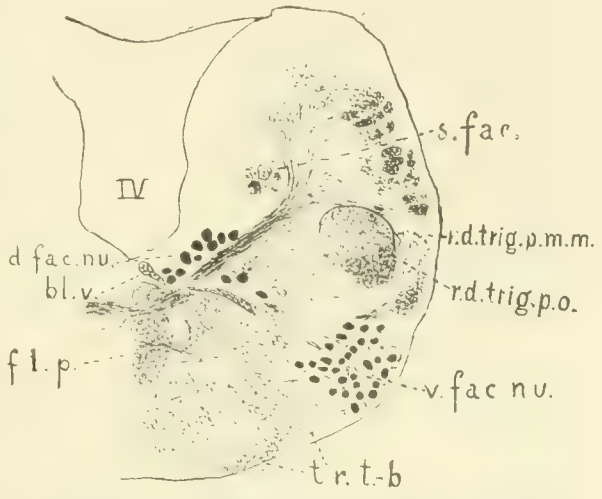


Fig. 229. Der dorsale (d. fac. nu.) und ventrale (v. fac. nu. Facialiskern von Lophius piscatorius, nach DROOGLEEVER FORTUYN

Fig. 230. Die motorischen Wurzeln und Kerne bei einem Kugelfisch, nach VAN DER HORST.

Auch der *Abducenskern* der Teleostier (Fig. 231) verhält sich ganz anders als bei den Selachiern. Anstatt dorsal, liegt er ventral (Fig. 228 und 231). Außerdem hat er sich bei fast allen Teleostiern in zwei deutliche Kerne gegliedert (siehe Fig. 224, 226 und 230).

Da bei den Teleostiern die ventralen Reflexbahnen überwiegen, namentlich die tekto-bulbäre Faserung, während im Verhältnis zu den Selachiern der Fasc. longitudinalis centralis sehr gering entwickelt ist, kann diese ventrale Verlagerung der VI-Zellen uns nicht wundern. Es ist eines der evidentesten Beispiele von Neurobiotaxis (Fig. 231).

Bei fast allen Teleostiern findet man zwei deutlich getrennte Hauptkerne, die meistens jeder nur eine Wurzel haben. Von den Wurzeln liegt die eine nahe dem Niveau des VII-Wurzelaustrittes (mehr medial natürlich), die andere zwischen den VII und IX Wurzeln.

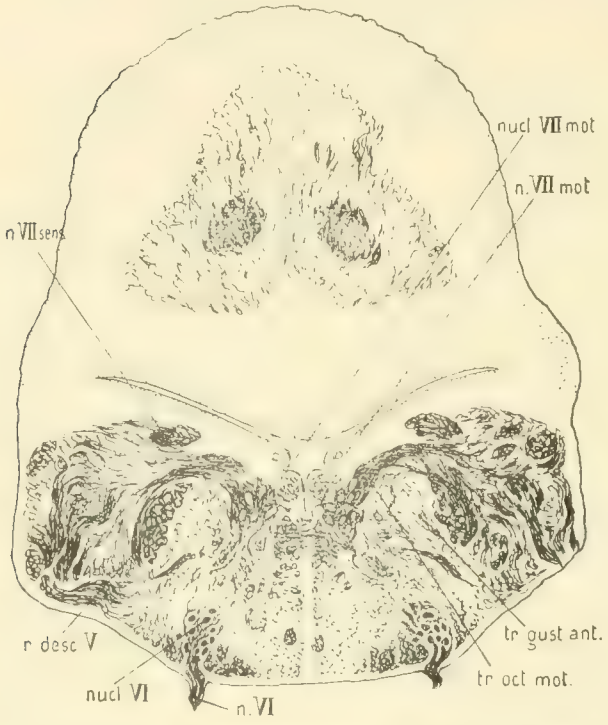


Fig. 231. Tetrodon speciosus. Nervus et nucleus abducens posterior und Nucleus motorius facialis anterior, n. VAN DER HORST.
Die Faserbündel medial vom VI-Kern bilden den Tr. tectobulbaris ventralis.

Die Wurzeln liegen oft etwas frontaler als der ihnen entsprechende Kernteil.

Bezüglich der Schleie ist zu bemerken, daß von der vordern VI Wurzel die Faserbündelchen in drei verschiedenen Richtungen hin verfolgt werden können. Die Mehrheit geht zu dem vordern ventralen Kern, ein kleiner Teil biegt nach Eintritt lateralwärts ab zu einer zweiten ventralen oder ventrolateralen Zellgruppe, die in der Substantia reticularis ventro-lateralis eingebettet liegt, und ein drittes Bündelchen, das kleinste, strebt dem Fasciculus longitudinalis centralis zu, in dessen Nähe eine kleine Zellgruppe liegt [1]), welche, ebenfalls Abducens-

[1]) Diese Zellgruppen sind in meinem Diagramm von Tinca nicht eingezeichnet, weil sie so klein waren.

fasern abgibt [1]). Also eine neurobiotaktische Differenzierung, die außerordentlich weit geht.

Bei den Plattfischen ist es auffallend, daß ihre Abducens-Kerne, wie auch die entsprechenden Würzelchen, etwas frontaler liegen als bei manchen andern Teleostiern, sodaß der vordere VI-Kern auf das Austrittsniveau der VII-Wurzel fällt, und die entsprechende VI-Wurzel bei Pleuronectes und Rhombus sogar vor dem VII-Austritt. Die mehr frontale Verlagerung der Abducenskerne bei den Plattfischen steht im Einklange mit der größern Entwicklung der frontalen Reflexbahnen dieser Tiere. Die ventralen tekto-bulbären Bahnen sind gerade bei Plattfischen — wohl im Zusammenhang mit den Eigentümlichkeiten ihrer Augenbewegungen — stark ausgebildet. Deren Neuriten und Kollateralen splittern sich in den Abducenskernen und der sie umgebenden retikulären Substanz auf.

Van der Horst fand die frontale Verlagerung noch ausgeprägter bei Gasterosteus und einigen andern Tieren met besonders entwickelten Augen (Tetrodon Fig. 230 und Orthagoriscus Fig. 226). Weshalb meistens nur, oder jedenfalls hauptsächlich der vordere Teil des Abducenskernes sich so weit frontalwärts verlagert, weshalb nicht der Kern als Ganzes an dieser Verlagerung teilnimmt, sondern sich in zwei Abschnitte teilt, ist bis jetzt nicht bekannt.

Man kann einerseits den Umstand dafür verantwortlich machen, daß mit Hinsicht auf die rasche Aufsplitterung der ventralen tektobulbären Reflexbahn in ihrem kaudalen Verlauf die vordere Spitze des Abducenskernes mehr damit in Kontakt kommt als die hintere. Obgleich dies sicher dem frontalen Kernabschnitt, wenn er einmal so viel frontaler gekommen ist, zum Vorteil gereicht, kann es doch schwerlich als Ursache dessen angesehen werden, daß der hintere Kernabschnitt seinen ursprünglichen Platz beibehält, denn dessen Lage korrespondiert im sagittalen Niveau etwa mit der Lage dieses Kernes bei den mehr primitiven Selachiern und Ganoïden.

Es liegt sicher ein Faktor vor, der diesen Abschnitt auf seinem kaudaleren Platz hält, und es scheint nicht unmöglich, daß der Tr. octavo-motorius ventrolateralis cruciatus (Wallenberg), den ich auch bei der Besprechung der ventralen spinalen Kerne erwähnte (S. 474) in engen Kontakt mit dem hintern Abducenskernabschnitt tritt, während er mit dem vordern nicht in Verbindung zu stehen scheint. Es wäre denkbar, daß wir diesem Umstand das Haftenbleiben dieses Abschnittes auf dem Octavuskern-Niveau zuschreiben müssen.

Der *Trigeminuskern* weist bei den verschiedenen Vertretern der Knochenfische erhebliche Unterschiede auf. Immerhin liegen auch einige konstante Merkmale vor.

In Übereinstimmung mit den Ganoïden dehnt er sich auch bei den Teleostiern weit nach hinten aus, bis zum Niveau des Facialis-Wurzeleintrittes, ja bis hinter dasselbe (Silurus, Fig. 223; Lophius und Ortha-

[1]) Schon Cajal fand bei embryologischem Material mehr als zwei Gruppen (wie auch Tello). Bei primitiven Teleostiern fand van der Horst sogar eine größere Anzahl von Zellgruppen (vergl. Fig. 221 C und 222 Megalops).

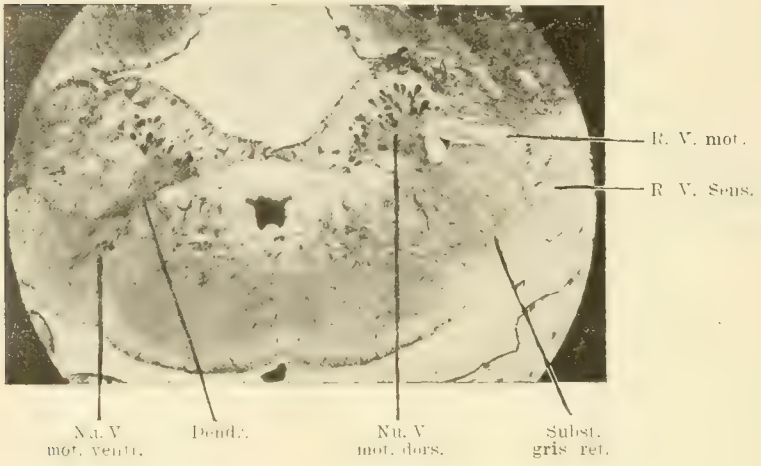


Fig. 232. Trigeminuskerne von Lophius piscatorius.

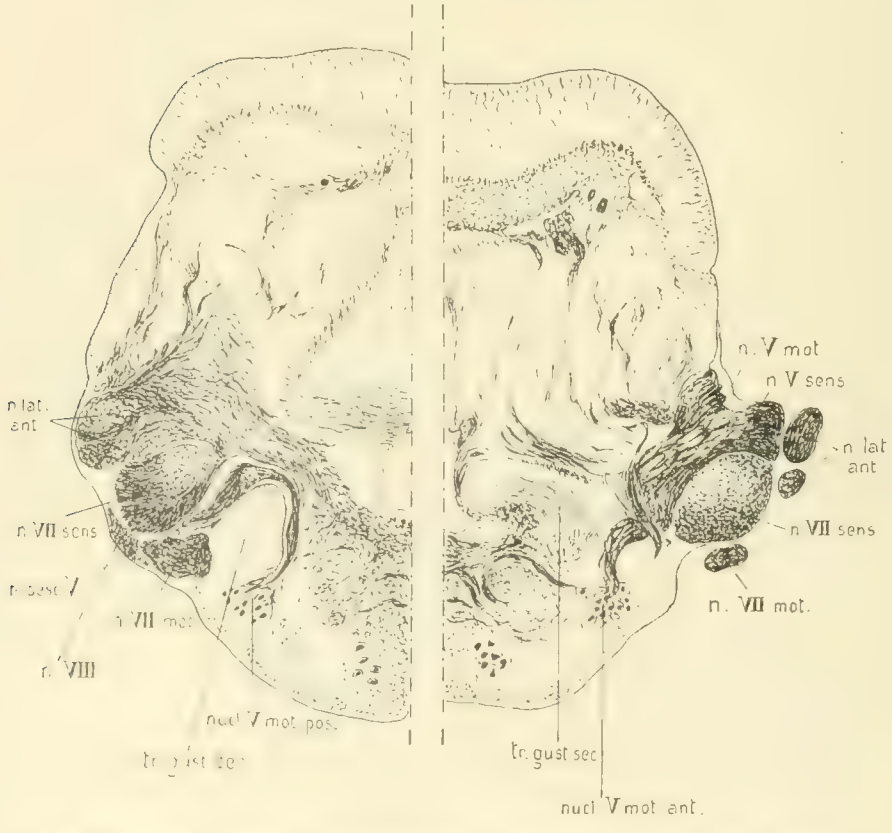


Fig. 233. Arius. Links Nucleus motorius Trigemini posterior, rechts Nucleus motorius Trigemini anterior. Ventral der Nucl. reticularis superior, n. VAN DER HORST.

goriscus, Fig. 226). Er unterscheidet sich jedoch von diesen dadurch, daß bei fast allen Knochenfischen hinter einer Gruppe von mehr dorsal bleibenden Zellen, eine andere sich findet, die eine mehr ventrale Lage einnimmt. Letztgenannte ist desto größer, je mehr die vordere sekundäre Geschmacksbahn HERRICKS entwickelt ist. Daher kommt es, daß die ventrale Verlagerung so groß ist bei Tinca und Arius, wo diese Bahn so mächtig ist (vergl. Fig. 129 und Fig. 233), und daß sie fast immer an der kaudalen Spitze des Kernes am meisten ausgeprägt ist. Wie in einem der vorigen Kapitel (III) beschrieben wurde, nimmt diese Geschmacksbahn etwa an der Stelle, wo die Trigeminuswurzel austritt, einen dorsaleren Verlauf (Fig. 131). In Übereinstimmung damit liegt der vordere Teil des Kernes, meistens dorsaler (Fig. 224 und 226 A).

Bei Tinca, Lophius, Exocoetus und vielen anderen Teleostiern findet man eine völlige Teilung des Kernes in zwei Abschnitte (Fig. 224 und 226).

TELLO teilt sogar den vordern Trigeminuskern wieder in zwei Abschnitte, einen ventraleren und einen dorsaleren Abschnitt, ein. Nach ihm sollen die Dendriten des erstgenannten Abschnittes mit dem Tractus tectobulbaris ventralis in Verbindung treten.

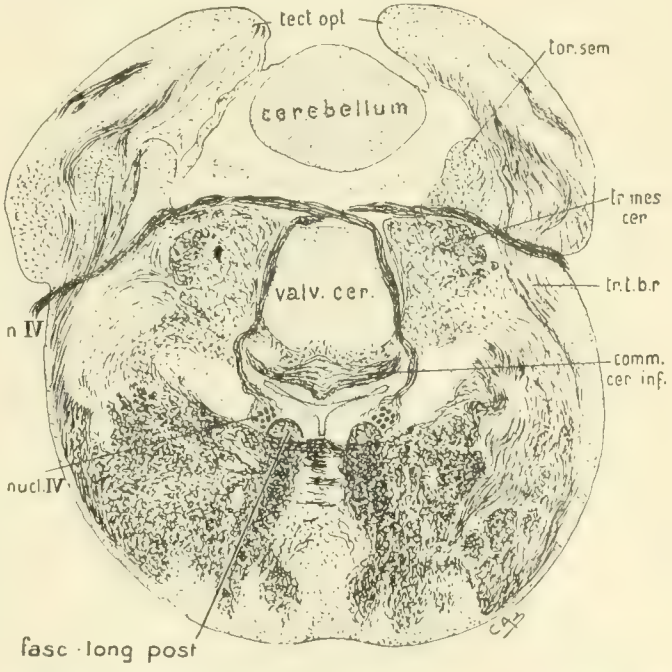


Fig. 234. Trochleariskern des Aales (Anguilla). Zeichnung aus mehreren Schnitten zusammengesetzt. Nach VAN DER HORST.

Die vordern Augenmuskelkerne zeigen manche Eigentümlichkeiten.

Der *Trochleariskern* der Teleostier liegt auf etwa demselben Niveau wie bei den Haien (anscheinend mehr frontal, weil der Abstand zwischen ihm und seinem Wurzelaustritt größer ist als bei den Haien. Dies ist aber der relativ kaudalen Lage der Trochleariswurzel zu danken).

Eine Eigentümlichkeit der Trochleariswurzel bei einigen Teleostiern ist ihre Zersplitterung, durch den Tractus mesencephalo-cerebellaris dorsalis (tr. mes. cer. Fig. 235) oder andere Ursachen.

Während ich für eine eingehendere Beschreibung auf die Veröffentlichungen von HUET, VICTOR FRANZ und namentlich VAN DER HORST ver-

weise, will ich hier nur mitteilen, daß ein Teil der Wurzelfasern dieser Nerven bei manchen Teleostiern nach der Entstehung aus dem Kern direkt um die seitlichen Ecken des Aquäduktes herum in das Velum medullare übergeht. Dort kreuzen sie, und nach der Kreuzung wenden die Fasern sich seitwärts, um auszutreten. Ein anderer Teil wendet sich nach ihrem Entstehen aus dem Trochleariskerne mehr zur Peripherie des Hirnstammes. Unter den Tr. cerebello-mesencephalicus dorsalis hindurch biegen andere an dessen lateraler Seite herum und läufen dann wieder vorwärts.

Bei Tieren, welche eine große Valvula cerebelli haben, welche weit unter dem Tectum hervorragt, können wieder andere Verlaufsvarietäten der Wurzel auftreten, welche namentlich von VAN DER HORST beschrieben sind (Fig. 235).

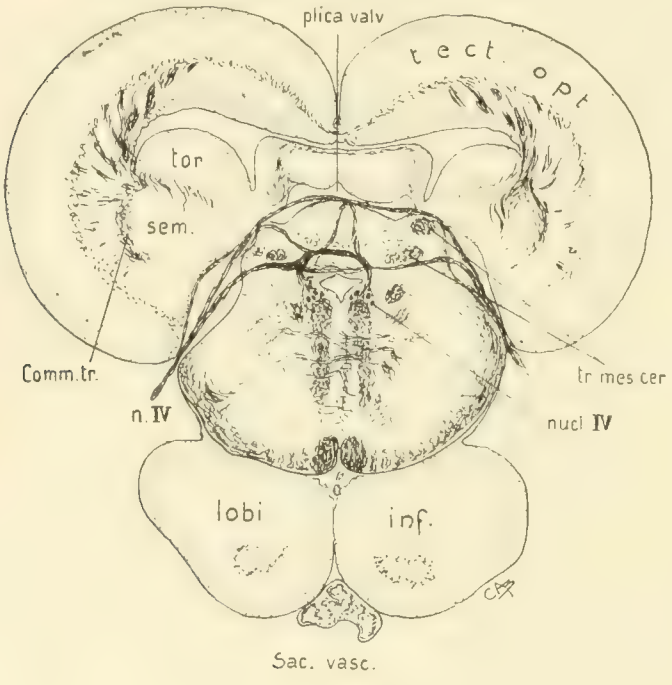


Fig. 235. Verlauf der Trochleariswurzel beim Flußbarsch, n. VAN DER HORST.

Der Verlauf erklärt sich oft durch den Einfluß, welchen das Velum erfährt bei ihrer Umbildung in Valvula und die Verschiebung, welche die Oberfläche des Velums aufweist (vergl. hierzu auch Fig. 222).

Die von BELA HALLER gemachte Angabe, daß eine Trochleariswurzel aus dem Zerebellum selber entstehen soll, trifft nicht zu, findet aber vielleicht im Obenerwähnten ihre Erklärung.

Der Trochleariskern geht bei den meisten Teleostiern gleichmäßig in den Oculomotorius-Kern über, bei anderen liegt zwischen beiden eine Lücke, wodurch Fasern treten.

Letzteres ist der Fall bei manchen primitiven Teleostiern, aber auch bei Perca, Amodytes, Symbranchidae, Anguilla, Hippoglossus und Rhombus. Welche Ursachen dem Umstand zu Grunde liegen, daß bei dem einen Teleostier diese Kerne gleichmäßig ineinander übergehen und bei einem andern nicht, ist unbekannt. Es ist desto schwerer, dies zu entscheiden, weil sogar bei einer verwandten Gruppe, wie den Plattfischen, darin noch

Unterschiede vorkommen, da bei Pleuronectes die Kerne ineinander übergehen und bei den oben genannten Plattfischen nicht.

Der *Oculomotoriuskern* weist eine erhebliche ventrale Ausbuchtung auf. Die ventrale Verlagerung eines Teiles seiner Zellen geht so weit, daß die Zellen nur noch durch die Commissura ansulata von der Basis des Gehirns getrennt sind, (Fig. 236 A).

Fig. 236 A. Oculomotoriuskern von Gadus morrhua.

Der ventrale Teil ragt oft weiter nach hinten als der dorsale.

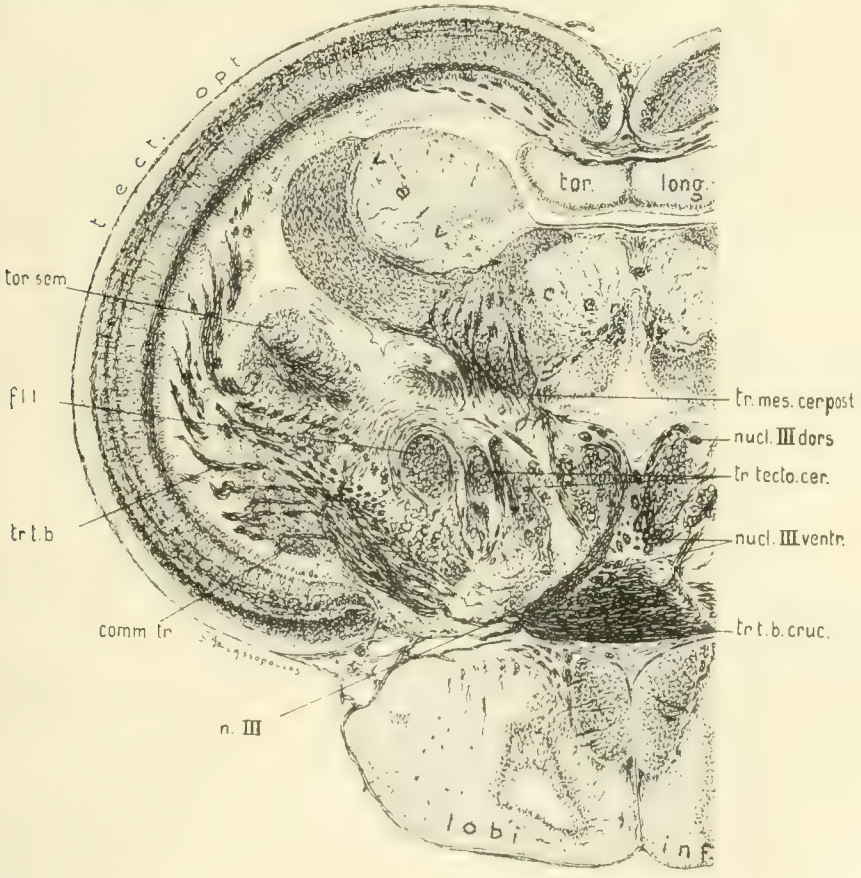


Fig. 236 B. Oculomotoriuskern und Wurzel bei einem Nerfling (Idus idus), n. VAN DER HORST.

Gerade dieser Faktor deutet in interessantester Weise auf den neurobiotactischen Faktor in dieser Konstellation hin.

Wie wir ja aus den Untersuchungen DE LANGE's wissen, kreuzen die tekto-bulbären Fasern der Teleostier auf verschiedenen Niveaus. Während die dorsale tecto-bulbäre Bahn in einem ziemlich frontalen Niveau dekussiert, findet die Kreuzung der ventralen tekto-bulbären Bahn erst weiter kaudalwärts statt.

Es ist nun sehr interessant, zu konstatieren, daß die dorsale tekto-bulbäre Kreuzung etwa mit dem vorderen Niveau des dorsalen Oculomotoriuskernes zusammenfällt, während die ventrale Kreuzung erst auf dem Niveau stattfindet, wo der ventrale III-Kern seine ventralste Spitze aufweist. Nun werden die Augenmuskelkerne sehr erheblich von diesen gekreuzten Fasern innerviert. Namentlich gilt dies für den ventralen Abschnitt.

Während bei den Zyklostomen (Fig. 209) der ventrale III-Kern eine ganz laterale Lage aufweist zeigt er bei den Teleostiern gerade eine mediale Lage, nahe der Raphe, und während bei den Zyklostomen die dorsalen Kerne die mehr medial gelegenen sind, ist die gesamte Topographie des Oculomotoriuskernes der Teleostier eine solche, daß gerade die dorsalsten Zellen die am meisten laterale Lage aufweisen. In Uebereinstimmung damit ist, daß die lateralen Flügel des III-Kernes gerade viele ungekreuzte tekto-bulbäre Fasern aufnehmen.

Aus welchem Teile des III-Kernes die gekreuzten und aus welchem Teile die ungekreuzten Wurzelfasern des III entstehen, darüber möchte ich keine allgemein gültige Regel geben. Im allgemeinen scheint wohl der ventrale Teil des III-Kernes einige gekreuzte Wurzelfasern abzugeben. Wir werden weiter unter sehen, daß auch bei den Vögeln der ventrale Kernabschnitt die meisten gekreuzten Fasern aussendet, im Gegensatz zu den Säugern.

Die gekreuzten Wurzelfasern des III-Kernes sind aber viel weniger zahlreich als die ungekreuzten.

Das motorische System der Amphibien.

Die *Anordnung der motorischen Wurzelzellen in der Oblongata und dem Mittelhirn der Amphibien* weist — im Gegensatz zu der der letztbeschriebenen Fisch-Ordnung — wieder primitivere Verhältnisse auf.

In mancher Beziehung bilden diese Verhältnisse einen Anschluß an denjenigen bei den Dipnoï (deren Anordnung uns durch die Untersuchungen VAN DER HORST's bekannt sind) und den Plagiostomen. In anderen Punkten sind sie deshalb als wichtig zu betrachten, weil wir sie als Grundstufe für die Anordnungen der höhern Vertebraten, einschließlich der Säugetiere und des Menschen ansehen dürfen.

Aus den Untersuchungen RÖTHIG's sowie aus meinen eigenen Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß die urodelen Amphibien eine größere

Ähnlichkeit mit den oben erwähnten Fischen, aufweisen. Eigentümlich ist dabei, daß nicht nur die Perennibranchiaten aber auch die Caducibranchiaten, welche doch nur eine kurze Zeit ihre Kiemenatmung beibehalten, diese Übereinstimmung mit den Plagiostomen zeigen. Diese Übereinstimmung äußert nämlich in der Anordnung der Kiemenkerne, namentlich in der Lage des Facialiskernes.

Die Fortsetzung des Rückenmarkgraus dehnt sich bei den Amphibien eben so weit nach vorn aus als beim Lungfisch (Fig. 237). Nach FÜRBRINGER fehlen aber bei den erstern die occipitalen Elemente.

Es ist mir indessen wahrscheinlicher, daß dies nur teilweise richtig ist.

Jedenfalls kommt bei Rana ein Art Hypoglossuswurzel vor (XII, Fig. 237 C), die sich peripher dem 2. Spinalnerven anschließt.

Der 1. Spinalnerv geht nämlich diesem Tiere ab (vergl. Seite 147).

Eine Trennung in eine Zellgruppe, aus der die *spino-okzipitalen* (oder XII) Fasern entstehen, und eine solche des Zervikalmarks, läßt sich nicht vornehmen bei den Amphibien. Nur kann man sagen, daß beim Frosch das Grau der motorischen Zellen im Zervikalmark eine mehr ventrolaterale Ausdehnung erreicht als in der Oblongata (vergleiche auch RÖTHIG und BLACK).

In Bezug auf die *viszeralen Kerne* zeigen sich größere Differenzen zwischen den Urodelen einerseits und Rana andererseits.

Während bei beiden Gruppen der Vagus- und Glossopharyngeuskern eine einheitliche Säule bilden (aus deren hinterstem Abschnitt ein Accessoriuswürzelchen hervorgeht) gesellt sich bei den geschwänzten Amphibien dieser Säule noch der Facialiskern hinzu, welcher damit also eine einheitliche Zellreihe bildet, wie bei den Dipnoï und den Plagiostomen.
Beim Frosch dagegen findet man einen Zustand, den man auch bei den Zyklostomen antrifft, daß der Glossopharyngeus- und Vagus-Kern (fast) eine einheitliche Säule bilden, während der VII-Kern davon getrennt auf dem Niveau seines eigenen Wurzelaustrittes liegen bleibt. Er unterscheidet sich nur insofern vom Facialiskern bei Petromyzon, als er nicht mit dem Trigeminus-Kern verbunden ist (vergl. Fig. 237 C).

Es drängt sich hierbei sofort die Frage auf, weshalb dieser Unterschied zwischen den geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien besteht.

Als Antwort darauf darf man sagen, daß die große Ähnlichkeit der Urodelen mit den Dipnoï und Plagiostomen uns nicht wundern darf, weil beide kiemenatmende Tiere ohne Operculum oder mit nur einem kleinen Operculum sind und der enge Anschluß der genannten drei Kiemenmuskelkerne zu einer Säule bei beiden stattfindet unter dem Einfluß der kaudalen Lage des sensiblen Kiemenzentrums, welches hier prinzipiell dasselbe verhalten aufweist wie bei den Plagiostomen.

Befremdend ist aber, daß diese Anordnung auch bei den Caducibranchiaten bleibt, weil diese nicht ihr ganzes Leben kiemenatmende Tiere sind.

In Bezug auf diese Sache muß ich aber bemerken, daß der sensible

Facialis, welcher an erster Stelle die Reflexe und damit die Lage des motorischen Facialiskernes bedingt, bei Caducibranchiaten genau denselben Verlauf und, was mehr sagt, eine nicht geringere Entwicklung hat als bei Perennibranchiaten. Auf Grund der Gleichartigkeit der Lage und Größe dieses Zentrums in der Fortsetzung des sensiblen Glossopharyngeuszentrums können wir also bei Molge keine andere Lage als bei Necturus z. B. erwarten.

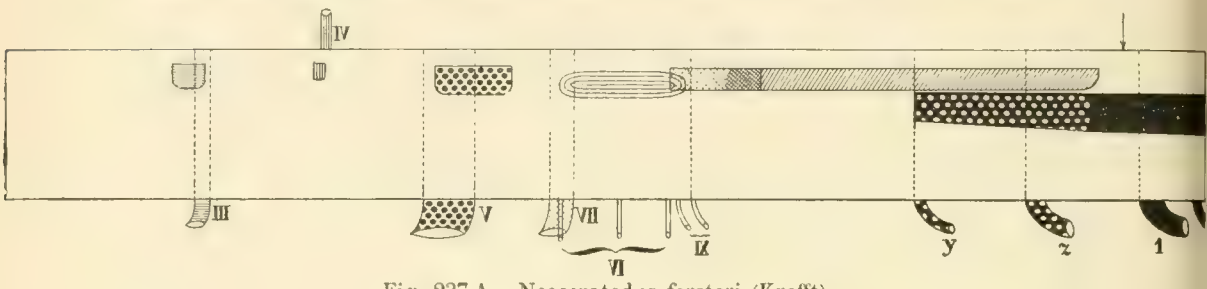


Fig. 237 A. Neoceratodus forsteri (Krefft).

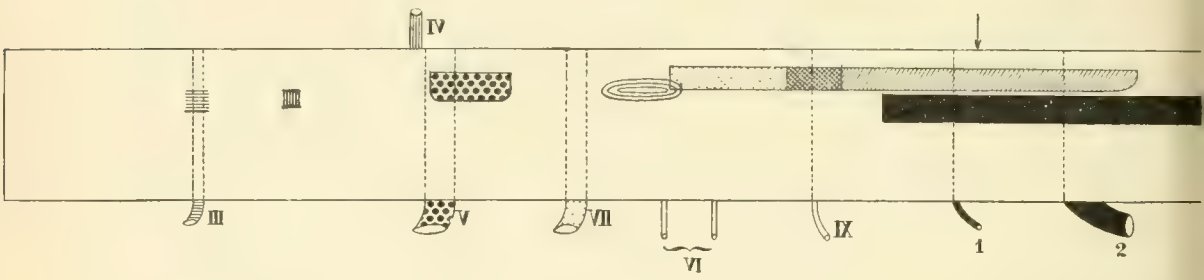


Fig. 237 B. Molge cristata Laur.

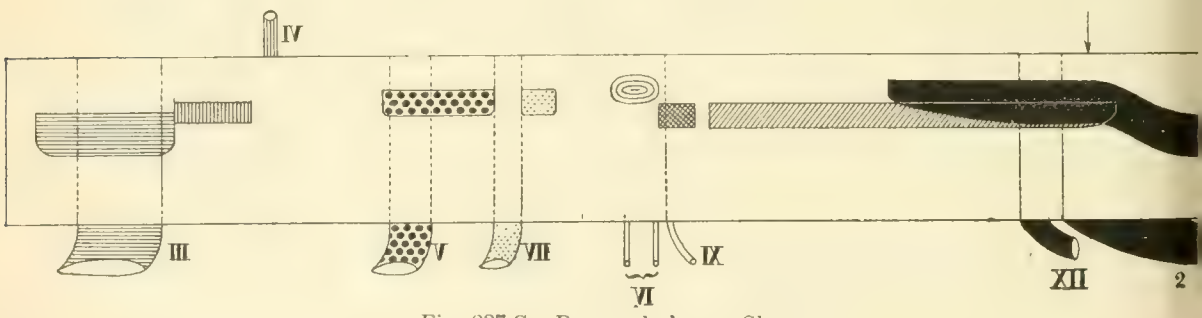


Fig. 237 C. Rana calesbyana Shaw.

Fig. 237. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei einem Lungfisch, beim Molch (n. VAN DER HORST) und beim Ochsenfrosch (n. BLACK).

Daß aber der sensible Facialis, d.h. die Geschmacksempfindung des Facialis, bei den ungeschwänzten Amphibien nicht mehr von so großer Bedeutung ist, habe ich bereits in dem Kapitel über die Branchialnerven erwähnt.

Der *Abducenskern* nimmt bei den urodelen und anuren Amphibien in der dorsalen Topographie etwa denselben Platz ein.

In sagittaler Richtung scheint eine gewisse Differenz vorhanden zu sein, indem der Kern bei Rana kürzer ist in der Rekonstruktion

als bei Molge. Ich glaube, daß dies dem mehr diffusen Charakter des Kernes zu verdanken ist oder der Anwesenheit anderer Elemente, welche die Abgrenzung beim Molch schwieriger machen.

Der Abducenskern selber ist aber auch beim Frosch ein wenig kompaktes Gebilde von großen Zellen, die ziemlich diffus angeordnet sind.

Hinsichtlich des *motorischen Trigeminus-Kernes* dieser Tiere ist bereits gesagt, daß er hier auf dem Niveau seiner Wurzel, teilweise dahinter liegt, in ganz dorsaler Lage. Beim Frosch ist er nur durch eine kleine, aber deutliche Lücke geschieden von dem Facialis-Kern mit dessen Zellen die seinigen völlig übereinstimmen.

Die Fasern aus dem Kern konvergieren nach vorn, sodaß ihr Austritt mit dem vordern Abschnitt des Kernes korrespondiert.

Bezüglich der vordern *Augenmuskelkerne* der Amphibien muß ich erwähnen, daß es mir nicht gelungen ist, bei Siren lacertina eine Trochleariswurzel nachzuweisen, und daß auch das Bestehen eines Trochleariskernes bei diesem Tiere von mir in Zweifel gezogen wird.

Die IV-Wurzel ist auch von Von Plessen und Rabinovicz für Salamandra mal vermisst worden, wo ich den Kern jedoch antraf (auch von andern ist er wohl einmal dort gefunden worden). Ob der IV bei Siren durch einen Ast des Trigeminus II ersetzt wird, wie es in dem Fall von v. Plessen beim Salamander geschah, habe ich nicht nachprüfen können.

Molge und Rana zeigen bezüglich der vordern Augenmuskelkerne ein verschiedenes Verhalten, nämlich darin, daß der Trochlearis-Kern, der beim Molch auf einer großen Distanz vom Oculomotoriuskern liegt, bei Rana bereits mehr frontal liegt, in direktem Zusammenhang mit dem Oculomotoriuskern (vergl. Fig. 237; für Necturus und Cryptobranchus s. Röthig).

Bei Bufo und Rana fusca weist er eine frontale Ausreckung auf, welche als Anfang einer Verlagerung in der Richtung der Oculomotoriuskernes gedeutet werden kann (Röthig): also ein Übergangsstadium (vergl. S. 496).

Bei einigen Amphibien kann man in dem *Oculomotoriuskern* eine Einteilung in einen medialen und einen dorsolateralen Abschnitt vornehmen, wovon wir weiter unten zeigen werden, daß sie die Vorstufe deutlicher Einteilungen bei den Reptilien darstellen.

Von einem ventralen Kern, wie bei den Teleostiern, ist bei diesen Tieren keine Rede; alle Zellen nehmen einen dorsaleren Platz ein.

Bezüglich des Verhaltens und der Lokalisation der gekreuzten und ungekreuzten Wurzelfasern des Oculomotorius liegen bis jetzt keine sichern Angaben vor.

Das motorische System der Reptilien.

Das *motorische System der Reptilien* bietet eine Reihe von Entwicklungsstadien dar, die im Hinblick auf die Entstehung des definitiven Säugertypus, sowie mit Hinsicht auf den Vogeltypus von großem Interesse sind.

Bei diesen Tieren fangen die Differenzierungen an, die wir später bei den Säugern oder bei den Vögeln weiter ausgebildet finden.

Dies gilt namentlich vom Vagus-System und dem System der Augenmuskelkerne. Die Differenzierungen im Gebiete des Vagus-Systemes sind indessen nicht sehr auffallend, wie es ja für den IX- und X nicht Wunder nehmen kann, weil die weitere Ausbildung der Pharynx- und Larynxmuskulatur, auf deren feinerer Organisation die Differenzierung der ventralen Kerne des Glossopharyngeus und Vagus größenteils beruht (Nucleus ambiguus), noch nicht bei diesen Tieren eingetreten ist.

Auch die Trapezius-Muskulatur und deren Nerv haben noch nicht die große Ausbildung wie bei den Säugern erlangt (siehe weiter S. 491).

Können wir somit im allgemeinen nicht erstaunt sein, bei den Reptilien noch einfache Zustände anzutreffen, so wundert es uns doch, daß wir in dem *Hypoglossusareal* dieser Tiere noch keine schärferen Sonderungen finden, weil die Zungenmuskulatur bei einigen Reptilien doch ganz scharfe Differenzierungen aufweist. Immerhin hat die bei einigen Reptilien bedeutsame Entwicklung des Geschmacksystems auf der Zunge, welches System bei der Differenzierung und frontalen Verschiebung der Hypoglossuszellen eine so große Rolle spielt, bereits einige Veränderung hervorgerufen.

Fig. 238 A. Hypoglossuskern beim Alligator. n. VAN HOEVELL.

Vergleicht man die Rekonstruktionen von *Chelone*, *Alligator*, *Boa* und *Varanus* (Fig. 247 A—D) mit denen der Fische, so sieht man, daß die entsprechende *Zellsäule* bei den erstgenannten Tieren weiter frontalwärts gerückt ist (vergl. die farbige Tafel II). Die medialen Zellen (XII) dehnen sich am weitesten nach vorn aus.

Durch die größere Distanz, welche den Hypoglossuskern der Reptilien von der ventralen Peripherie der Oblongata trennt, erhalten seine Wurzeln jetzt auch mehr den verlängerten Aspekt, welchen wir von den Hypoglossuswurzeln der Säuger gewohnt sind.

Eine völlige Isolierung eines Hypoglossuskernes von der motorischen Säule des Zervikalmarks kommt jedoch auch bei Reptilien noch nicht vor. Es ist mir wenigstens nicht gelungen, sie nachzuweisen.

Die Differenzierung des Hypoglossuskernes ist namentlich wenig charakteristisch bei den Schlangen, vergleiche auch die Arbeit de LANGE's),

wo das Rückenmarksgrau sehr wenig entwickelt ist und eine erhebliche laterale Ausdehnung der Vorderhörner (vergl. Fig. 80 A und B) fehlt.

Die hintere Grenze des Hypoglossuskernes läßt sich also nur bestimmen, wenn man die hinterste Wurzel, welche diesem System angehört, zentral verfolgt. Man sieht dann aber gleich, daß keine Lücke die Grenze zwischen XII-Kern und zervikaler Zellsäule andeutet.

In den Diagrammen habe ich nur eine Hypoglossuswurzel eingezeichnet, weil uns hauptsächlich die Vordergrenze dieses Gebietes interessiert. Auch ist hier (wie bei Rana) der Hypoglossus-Kern mit derselben Markierung (schwarz) angegeben als das zervikale Grau, obschon er als spino-okzipitaler Kern eigentlich weiß punktiert sein mußte.

Mehr Besonderheiten bietet das Studium der *hintern viszeralen Säule*. An erster Stelle ist es eigentümlich, daß die ganze Säule hier etwas mehr seitlich gelagert ist als bei den Fischen und ihre Wurzelfasern infolge dessen eine kleine Schlinge bilden (Fig. 238 B), weil die Wurzel fixiert wird vom zentralen Längsbündel.

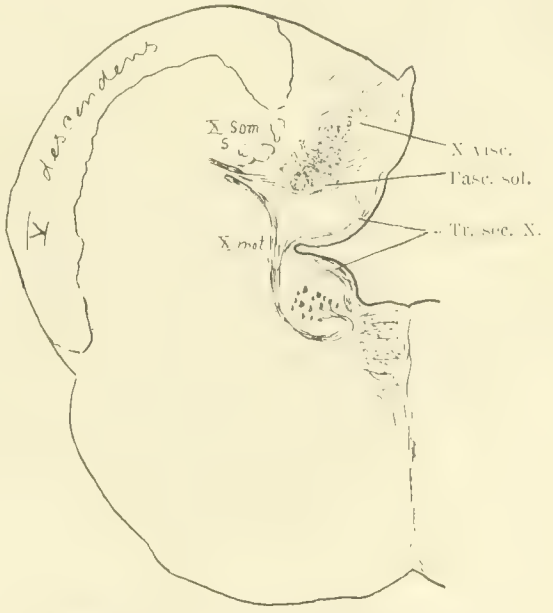


Fig. 238 B. Alligator Schlingenförmiger Verlauf der mot. X-Wurzel.

Ihre Vorderspitze dehnt sich bei allen Reptilien fast gleich weit nach vorn aus.

Die Hintergrenze der dorsalen Vagussäule ist aber bei den Hydrosauriern, Cheloniern und Lazertiliern einerseits und den Schlangen andererseits (vergl. Fig. 240 A—D) verschieden.

Am weitesten dehnt sie sich nach hinten aus bei der Schildkröte, wo sie noch etwas weiter kaudalwärts geht als in dem Diagramm angegeben ist; denn auf dem letzten Schnitt meiner Serie war der Kern noch deutlich vorhanden. Dasselbe gilt für den Alligator.

Die geringste kaudale Ausdehnung ist bei den Schlangen vorhanden.

Es ist aus mehreren Gründen wahrscheinlich, daß wir in dem kaudalen Abschnitt des dorsalen Vaguskernes einen *Accessoriuskern* erblicken müssen.

Deshalb dürfte auch bei den Schlangen die kaudale Ausdehnung dieser Säule so gering sein, weil ein Trapezius, wie überhaupt ein Schultergürtel diesen Tieren fehlt. Auch die weite Ausdehnung der kaudalen Spitze bei den im Wasser lebenden Reptilien spricht für einen XI-Kern.

Durch Fürbringer's Arbeiten ist jedoch bekannt, daß die Accessorius-

muskulatur namentlich bei den im Wasser lebenden Reptilien ein ziemlich bedeutend entwickeltes System darstellt.

Die XI-Wurzel läßt sich beim Krokodil bis ins 2. Zervikalsegment verfolgen und tritt sehr dorsal aus (Fig. 270 B).

Ich möchte noch erwähnen, daß die dorsale viszerale Säule in den kaudalen Schnitten eine etwas ventrolateralere Lage einnimmt (wie ich es in dem Diagramm von Varanus (Fig. 240 D) anzudeuten versuchte). Sie erinnert hierdurch sehr stark an das Bild, welches der embryonale Accessoriuskern der Schafembryonen im oberen Zervikalmark bietet (Fig. 271 B).

Nach den Untersuchungen von Beccari sollen wir in diesem hintersten Abschnitt der Säule nur den sog. kranialen, nicht den spinalen Accessorius vorfinden. Letzterer soll nach ihm erst bei den Säugern entstehen aus Zellen, deren Homologa die Lenhossekschen Zellen bei den Reptilien und Vögeln (S. 171) sind. Ich komme darauf später zurück.

Ein zweiter wichtiger Punkt in der Entwicklung der hintern viszeralen Säule ist die Enstehung eines ventro-lateralen Kernabschnittes bei den Reptilien.

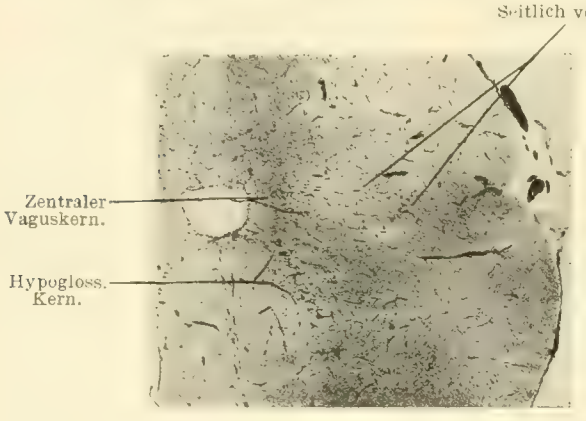


Fig. 239. Die Verschiebung von Vaguszellen in seitlicher Richtung beim Alligator.

Die einfachste Form jener Zellverschiebung findet man bei Chelone, wo zwischen dem mittlern und hintern Drittel dieser Säule eine deutliche ventrolaterale Zellverlagerung auftritt, die jedoch an allen Stellen ihren Zusammenhang mit der dorsalen Säule beibehält (Fig. 240 A).

Etwa an derselben Stelle findet man eine ventrolaterale Zellgruppe beim Alligator, die ebenfalls mit Wurzelfasern des Vagus in Verbindung steht, deren Natur also genau dieselbe ist, die aber etwas mehr Selbständigkeit erworben hat (Fig. 239 und 240 B).

Auch beim Varan ist genau in derselben topographischen Lage eine Zellverschiebung zu beobachten. Diese ist aber geringer in frontokaudaler Ausdehnung. Was ihre Selbständigkeit anbelangt, gleicht sie den ausgewanderten Zellen des Alligators. Bei Boa scheint dieser Kern sehr klein zu sein oder zu fehlen.

Obschon ich anfangs mehr geneigt war, in dieser Gruppe den Anfang eines ventrolateralen Accessoriuskernes zu erblicken, hat sich doch meine Meinung in dieser Hinsicht geändert auf Grund einer exakten topo-

graphischen Vergleichung mit den Vögeln und niedern Säugern.

Derselbe Kern kommt nämlich vor bei den Vögeln, wo dessen Homologie mit demjenigen der genannten Reptilien keinen Zweifel läßt. Bei den

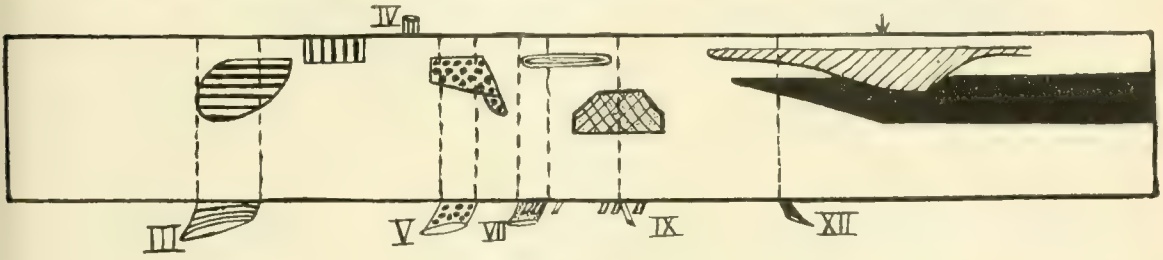


Fig. 240 A. Schildkröte (Chelone midas).

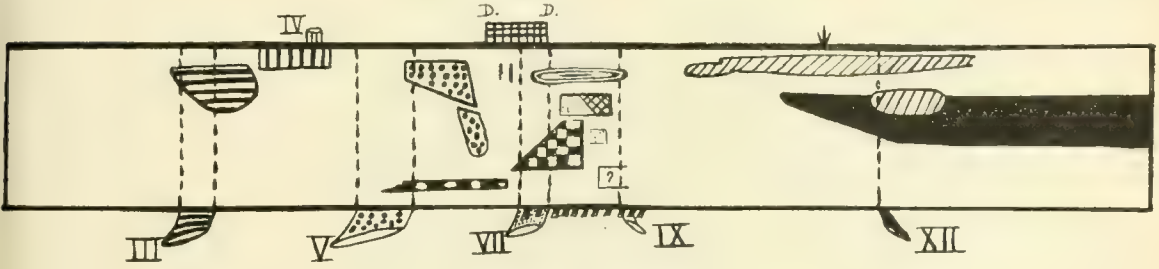


Fig. 240 B. Alligator.

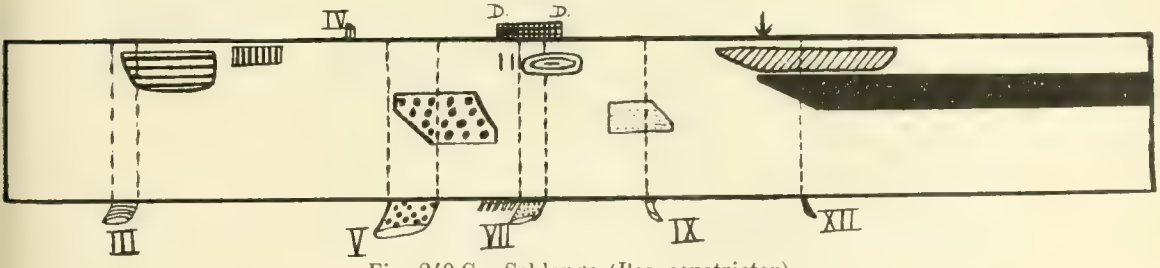


Fig. 240 C. Schlange (Boa constrictor).

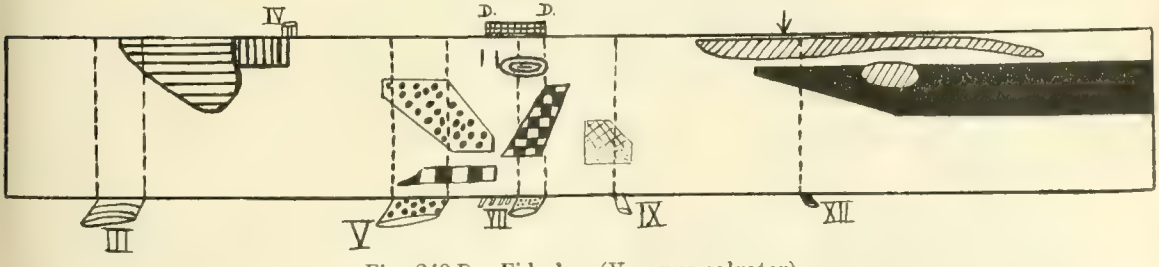


Fig. 240 D. Eidechse (Varanus salvator).

Fig. 240. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei den Reptilien. Die schraffierte Figur D.—D. = DEITERS-Kern.

Vögeln aber ist die Vagusnatur jenes Kernes völlig sicher. Ein Vergleich mit den Säugern weist darauf hin, daß er mit dem hinteren Drittel des Nucl. ambiguus korrespondiert (vergl. weiter S. 505).

Der *Glossopharyngeuskern* der Reptilien bietet große Schwierigkeiten. Vergleicht man die frontale Ausdehnung der hintern viszeralen Säule der Reptilien mit der der nächstliegenden Amphibien und Vögel, dann fällt zuerst auf, daß dieselbe bei den Reptilien weit hinter dem Eintritt der IX-Wurzel aufhört, während sie bei den Amphibien und Vögeln das Niveau dieses Wurzeleintrittes frontalwärts überragt.

Eine Fortsetzung der dorsalen Vagussäule bis zum Glossopharyngeuswurzeleintritt findet sich also bei den Reptilien nicht.

Es scheint mir denn auch nicht wahrscheinlich, daß der motorische IX in der dorsalen Vagussäule entsteht, denn nie ist es mir gelungen, die IX-Fasern dahin zu verfolgen (nur beim Alligator habe ich wohl einmal gezweifelt, daher die Kontroverse zwischen Fig. 240 D und der farbigen Tafel II).

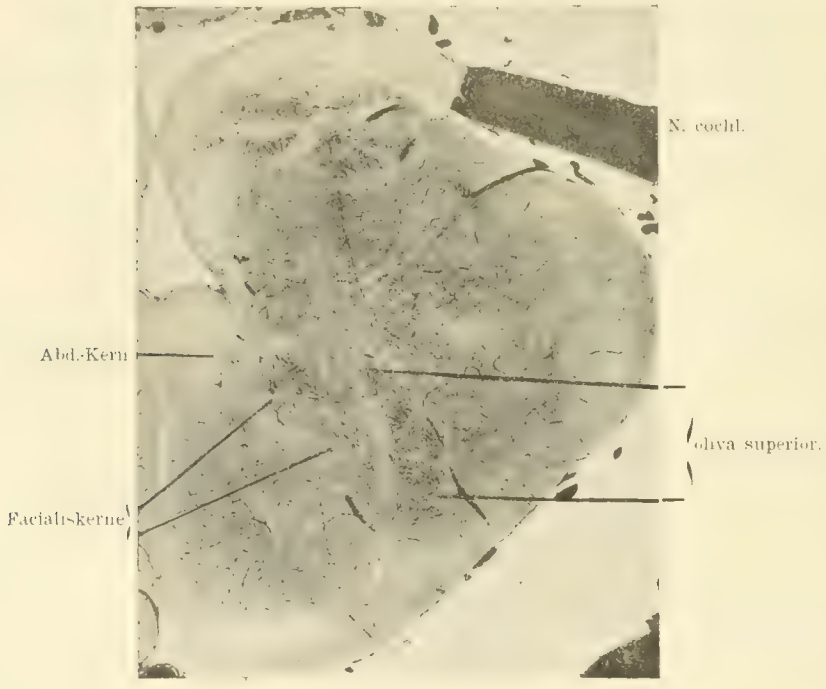


Fig. 241. Facialis- und Abducenskern beim Alligator.

Die motorischen IX-Fasern laufen meistens eine kurze Strecke *frontalwärts* nach dem Eintritt in die Oblongata, und es scheint, daß die Wurzel aus derselben Zellgruppe hervorgeht, aus welcher auch die Facialiswurzel entsteht (Bezügl. Boa kann ich nichts Sicheres sagen, deshalb fehlt die Platzangabe des XI-Kernes in Fig. 240 C).

Es würde eine solche Vereinigung der motorischen Glossopharyngeus- und Facialiskerne zu einem gemeinsamen ventraleren Kern nicht vereinzelt dastehen, weil wir bei einigen Teleostiern ähnliches fanden (Fig. 226).

Beim Alligator (Fig. 241) gibt es zwei *Facialis-Kerne*: einen dorsalen und einen ventralen Kern. Weniger scharf ist eine solche Trennung beim Varan, wo übrigens der ganze Komplex mehr ventral liegt (Fig. 242) und das Facialiswurzelknie dem der Säuger ähnlich ist (farb. Tafel III).

Die Verschiebung in diesem Komplex ist nicht nur ventrolateral, sondern auch kaudalwärts. Die kaudale Verlagerung ist am geringsten beim Alligator (vergleiche Fig. 240 B).

Die Tatsache, daß der VII-Kern bei den Reptilien hinter ihrem Wurzeleintritt liegt, ist wohl teilweise dem Einfluß der kaudalen Reflexgebiete zu danken. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um spino-bulbäre und trigemino-bulbäre Reflexe (aus dem spinalen V-Kern).

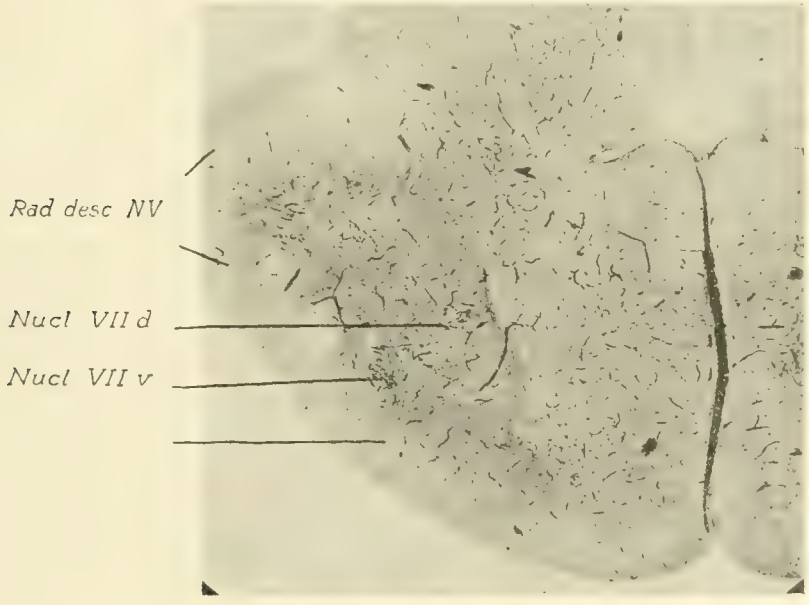


Fig. 242. Motorische Facialiskerne beim Varan.

Schließlich sei noch bemerkt, daß der VII-Kern bei denjenigen Tieren unter den Reptilien, welche eine obere Olive haben, medial von der Olive liegt. Namentlich beim Alligator ist das sehr deutlich, weil VII-Kern und obere Olive in einer und derselben Schnittfläche vorkommen, und man sich also leicht überzeugen kann, daß der VII-Kern dort medial (s. Fig. 241) liegt. Es ist deshalb wichtig, darauf hinzuweisen, weil bei den höhern Säugern (und beim Menschen, Fig. 280) der Facialiskern lateral von der obern Olive liegt. Dies ist sicher teilweise der bei den Säugern mehr ventro-medialen Lage der Olive zuzuschreiben, worauf ich bereits S. 403 hinweis.

Von großem Interesse sind die Reptilien für das Studium der *Augenmuskelkerne*, weil innerhalb dieser Klasse sich die Veränderungen abspielen, welche von den wenig differenzierten und wenig kompakten Augenkernen

der niedern Vertebraten zu den fein differenzierten, kompakten Kernmassen der höheren Vertebraten hinüberleiten.

Bei dem Alligator, sowie bei Chelone weist der *Abducenskern* noch viele Eigenschaften auf, welche an den von den Amphibien dargebotenen Typus erinnern. Bei den wasserlebigen Reptilien ist dieser Kern nämlich noch sehr diffus gebaut, und ein großer Teil von ihm liegt sehr weit kaudal vom VII-Wurzeleintritt, sogar bis zum IX-Wurzeleintritt bezw. über demselben. Entsprechend dieser Kernlage ist auch die Wurzellage.

Bei keinem Tiere sind die Abducenswurzeln und auch der Kern über eine so große Strecke zerstreut (Fig. 240 A, B).

Dies hat seinen Grund in dem Umstande, daß der Kern von den Reptilien an eine frontale Wanderung durchmacht. Während nämlich die kaudale Lage seines hinteren Abschnittes der Ausdruck des primitiven Verhaltens ist, wie es auch bei den Amphibien (und Selachiern) vorliegt, ist die frontale Ausreckung (vergl. S. 489) ein neuer Faktor, eben der Anfang einer frontalen Wanderung, die erst bei den höhern Reptilien auch an dem kaudalen Abschnitt des VI-Kernes auftritt.

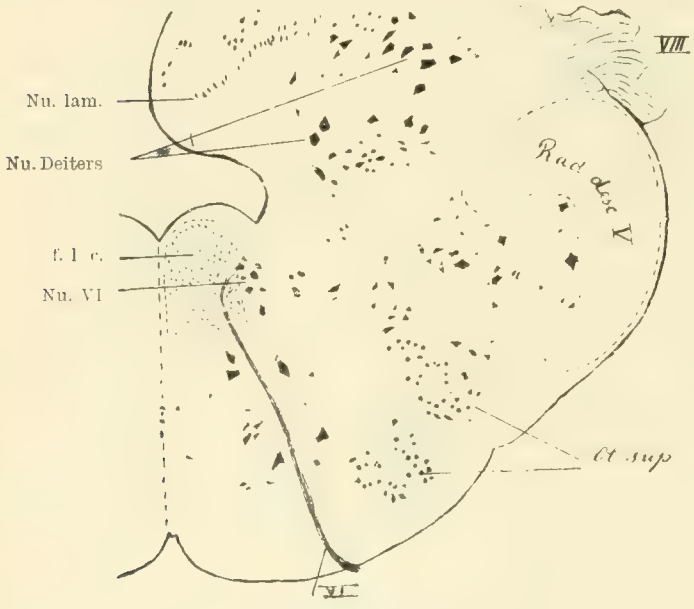


Fig. 243. Abducenskern von Alligator sklerops, n. VAN HOEVELL.

Vergleichen wir das Verhalten von Chelone mit dem bei Boa, so sehen wir, daß bei dem letztgenannten Tiere bereits der Kaudalpol des VI-Kernes bedeutend eingeschrumpft ist und der Kern sich nicht mehr so weit ausdehnt. Gleichzeitig haben auch alle seine Wurzelfäden einen frontaleren Austritt genommen und verlassen sie die Oblongata frontal vom VII-Wurzel-Niveau (vergl. Fig. 240 A—D).

Dieser Prozeß erreicht seinen Höhepunkt beim Varan, wo der Zustand der Vögel und der Säuger bereits eingetreten ist (Fig. 240 D und 287).

Hier ist der ganze Kern so weit frontal gewandert, daß er frontal das Niveau des Facialiswurzeleintrittes schon überragt und — wie bei den Säugern — in der Mitte zwischen V und IX Wurzel liegt. Gleichzeitig ist der Kern bedeutend kompakter geworden. Daß diese frontale Ver-

lagerung des dorsalen VI-Kernes in der Reptilienreihe tatsächlich stattfindet, läßt sich nicht nur in Bezug auf die VII- und IX-Wurzeln nachweisen, sondern auch in Bezug auf andere Punkte in der Oblongata, wie eine genaue Betrachtung der in Fig. 240 gegebenen Rekonstruktionen sofort zeigt.

Man erhält den Eindruck, daß der VI-Kern, der sich dem DEITERSkern allmählich nähert von dessen Reflexbahnen stark beeinflußt wird.

Oberhalb meiner Reptilien-Diagramme ist für Alligator, Boa und Varan die Lage des DEITERSkernes mittels eines karrierten Feldes (D—D) angegeben, und es ist auffallend, daß sich der VI-Kern diesem Felde mehr und mehr nähert, und schließlich auf dessen Niveau liegen bleibt.

Der DEITERSkern der Reptilien ist — wie aus obigen Diagrammen hervorgeht — nicht so ausgedehnt wie bei den Säugern, wo er sich bekanntlich bis zur Nähe des IX-Wurzeleintrittes erstreckt (vergl. S. 400).

LEWY hat aber nachgewiesen, daß der hintere Teil des DEITERSkernes der Säuger bei Durchschneidung des Halsmarks atrophiert. Nur der vordere Teil, welcher dann unverändert bleibt, dient den bulbären DEITERSchen Reflexbahnen als Ursprung. Auch KOHNSTAMM hat in dem vordern Abschnitt des DEITERSkernes das Reflexzentrum für die Augenmuskelkerne nachgewiesen. Es ist offenbar dieser Teil, welcher sich phylogenetisch zuerst bildet, und wesentlich dem karrierten Areal in Fig. 240 entspricht, welches, wie gesagt, die Lage des Abducenskernes zu bestimmen scheint. Daß überhaupt der Vestibularapparat dessen Lage (vergl. S. 467) beeinflußt, werde ich später, wenn ich die dorsolaterale Verlagerung jenes Kernes bei den Säugern bespreche, näher beweisen können.

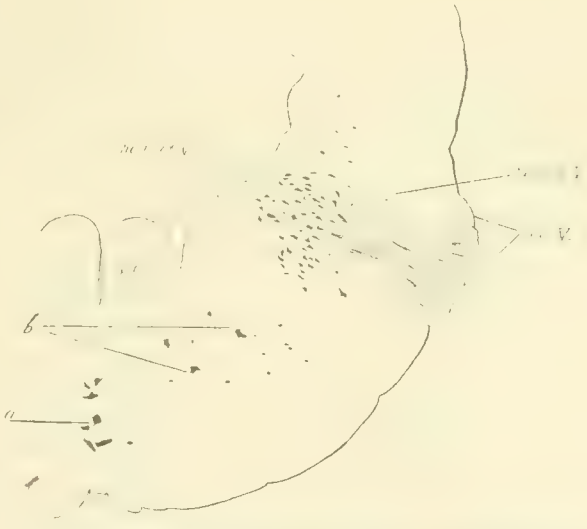


Fig. 244. Trigeminuskern (mittlerer Abschnitt) bei der Schildkröte.
a und *b* sind retikulare Zellen, n. VAN HOEVELL.

Man findet bei den wasserlebigen Reptilien, welche in den obigen Diagrammen abgebildet sind, einen überwiegend dorsal gelagerten *Trigeminuskern*. Nur ein kleiner Teil dieses Kernes ist ventrolateral gewandert, und zwar der hinterste Abschnitt.

Sowohl bei Chelone (Fig. 244) als namentlich beim Alligator (Fig. 245) ist dieser ventrale Abschnitt des V-Kernes sichtbar, bei dem letztgenannten Tiere völlig abgetrennt von dem übrigen Abschnitt, wie man es sonst nur bei Knochenfischen findet.

Während aber bei den meisten Teleostiern die sekundäre Geschmacksbahn (vergl. Fig. 483) für die Verlagerung des kaudalen V-Kern-Abschnittes verantwortlich gemacht werden muß, ist diese Ursache bei den Reptilien nicht nachweisbar.

Fig. 245. Trigeminuskerne (kaudaler Schnitt) beim Alligator. *b* sind retikuläre Zellen, n. VAN HOEVELL.

Hier dürfte es vielmehr die sekundäre Bahn aus dem spinalen Trigeminusgrau sein, und die spino-bulbären Reflexfasern, welche die genannte Verschiebung verursachen, wie es auch für den Facialiskern dieser Tiere wahrscheinlich ist.

Bei Boa ist der ganze V-Kern von dem Ventrikelboden entfernt und ihrer sensiblen Wurzel näher gerückt.

Ob das mit dem komplizierteren und feinern Kiefermechanismus dieser Tiere im Zusammenhang steht, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Die Tatsache ist aber auffallend und beruht sicher auf einem intimeren Zusammenarbeiten von Mundhöhlensensibilität und Kiefermuskulatur (vergl. hierzu S. 329 und 330) bei diesen Tieren.

Die *vordern Augenmuskelkerne* der Reptilien bieten gerade wie der VI-Kern alle Stadia der Entwicklung dar, von den einfachen, wenig differenzierten Kernen der Chelonier zu dem kompakten, in verschiedene Gruppen gegliederten und hoch differenzierten Oculomotoriuskern, welcher für die Säuger und Vögel typisch ist.

Auch das gegenseitige Verhalten des Trochleariskernes zum Oculomotoriuskern bietet Verschiedenheiten in der Reptilienreihe.

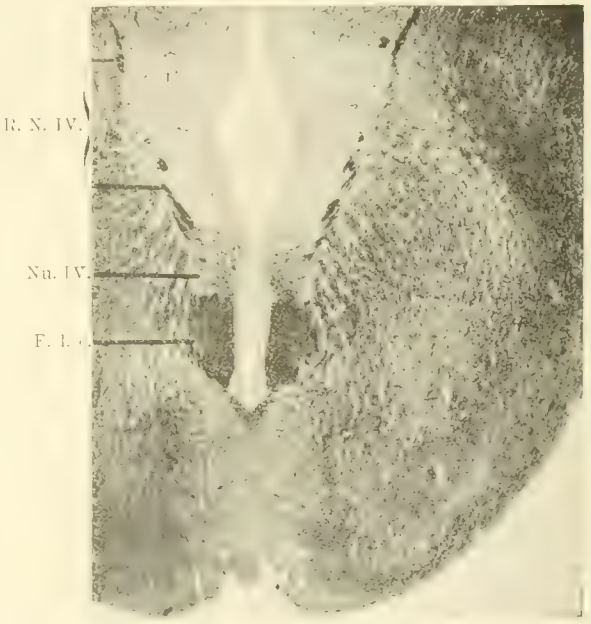


Fig. 246. Trochleariskern einer Schildkröte. n. S. J. DE LANGE.

Beim Alligator, bei Che-

lone und Boa sind Trochleariskern und Oculomotoriuskern keine angeschlossenen Gebilde; eine deutliche Lücke trennt die beiden Kerne. Beim Varan dagegen ist der Anschluß ein ganz intimer geworden. (Fig. 240 D).

Bei einer Varanart, deren Speziesnamen mir nicht bekannt ist, ist sogar eine gewisse Überdeckung vorhanden.

Der *Trochlearis-Kern* liegt auf dem zentralen Längsbündel, (Fig. 246, Chelone midas, f. l. c.) und ist sehr groß. Doch ist der Trochleariskern noch nicht von sovielen kleinzelligen oder großzelligen retikulären Elementen umgeben, wie es bei manchen Säugern der Fall ist (Fig. 290 und 291).

Eine besondere Erwähnung verdient der IV-Kern eines Varans.

Dieser liegt in einer Vorwölbung, nicht aber in einer Vorwölbung, welche aus dem Boden des Aquäduktes hervorgeht, sondern welche aus der dorsolateralen Partie der Ventrikelwand entsteht.

In Hinsicht auf die ursprünglich dorsale Lage des IV-Kernes (bei Zyklostomen) im Velum anticum ist dies wohl interessant.

Die Trochlearis-Wurzel bietet keine Besonderheiten.

Der *Oculomotoriuskern* zeigt bei den verschiedenen Reptilien eine Reihe von Gestaltsveränderungen.

Den einfachsten Zustand findet man bei den Schildkröten.

Bei diesen Tieren ist die Spalte des Aquäduktes tief in die Basis des Mittelhirns eingedrungen.

Seitlich von dieser Spalte liegt der Oculomotoriuskern, zwischen ihr und dem zentralen Längsbündel, welches die seitliche Begrenzung des III-Kernes bildet.

Eine dorsolaterale Flügelbildung ist an dem Kern angedeutet. Man kann hier aber kaum von einer dorsolateralen und einer medialen Kerngruppe reden. Die ganze dorsoventrale Zellsäule macht mehr den Eindruck einer einheitlichen Zellmasse.

Beim Alligator (Fig. 247) kann man eher von einer Gliederung des Kernes sprechen.

Fig. 247. Oculomotoriuskern des Alligators.

Der ganze Kern ist dort mehr auf die dorsale Abteilung der Mittelhirnbasis beschränkt. Er gruppiert sich zwischen der Raphe und dem zentralen Längsbündel. Die dorsalen Zellen des III-Kernes dehnen sich über das Längsbündel seitlich aus und häufen sich an der lateralen Seite desselben nochmals wieder an, sodaß man einen ventromedialen Kern und einen dorsolateralen Kern unterscheiden kann. Kaudal fangen diese beiden Gruppen auf demselben Niveau an (Fig. 249). Die dorsolaterale Gruppe entspricht dabei etwa der Lage des Trochleariskernes. Frontalwärts besteht aber eine

Differenz (Fig. 249), indem der dorsolaterale Kern sich weiter ausdehnt als der ventro-mediale.

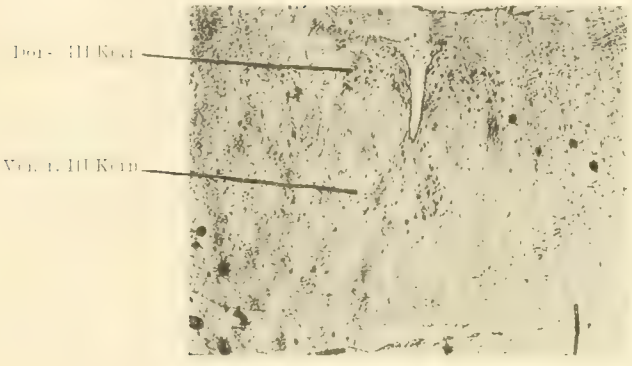


Fig. 248. Oculomotoriuskern eines Chamaleons.

Deutlicher wieder als beim Alligator ist die Trennung des III-Kernes in einen dorsolateralen Hauptkern und einen ventromedialen Hauptkern beim Chamäleon und beim Varan (Fig. 248, 250). Genau wie beim Alligator dehnt sich auch hier die dorsolaterale Kerngruppe am weitesten frontalwärts aus, während kaudal die dorsolaterale und die ventromediane Gruppe etwa auf demselben Niveau anfangen. Der dorsolaterale Kern geht hier allmählich aus dem Trochleariskern hervor.

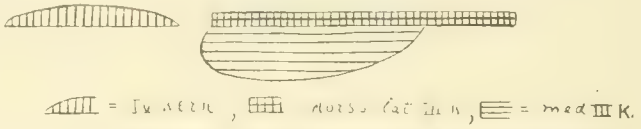


Fig 249. Sagittale Topographie des IV- und III-kernes beim Alligator.

Beim Varan sind bereits Zellen dazu gekommen, die sonst erst als regelmäßiger Befund bei den Vögeln und bei den Säugern auftreten.

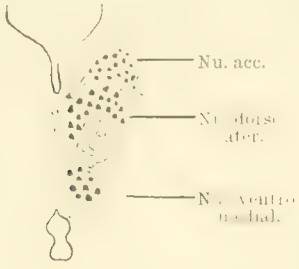


Fig. 250. Querschnitt durch den Oculomotoriuskern eines Varans, nach einem Hollunderbeercarmin-präparat.

Oberhalb des dorsolateralen Kernes, namentlich auf dessen mittlern Drittel, findet man eine Zellgruppe (Fig. 250), die sowohl durch ihre Anordnung als durch die kleinere Gestalt ihrer Zellen und ihre Abgrenzung von den übrigen Gruppen durch eine deutliche Marklamelle, eine selbständige Stellung einnimmt. Ihr ganzes Verhalten spricht dafür, daß sie das Homologon des EDINGER-WESTPHALschen Kernes der Säuger ist. Ob er ein wirklicher Wurzelbestandteil des III-Kernes ist (EDINGER, CAJAL), oder ein eingefügtes retikulärer Bestandteil (TSUCHIDA), darüber sind für die Säuger die Meinungen geteilt. Für die letztere Auffassung spricht, daß bei den Vögeln und Säugern nachgewiesen ist, daß er auch ontogenetisch (genau wie phylogenetisch) erst später auftritt

als die anderen Zellen jenes Kernes. Ich halte es indessen für wahrscheinlicher, auf Grund von degenerativen Erfahrungen bei Vögeln und Säugern, daß er wohl Wurzelfasern aussendet und der Innervation innerer Augenmuskeln dient (vergl. S. 512).

Der Varan ist das einzige Reptil, bei dem ich ihn fand; sogar beim Chamäleon, dessen Augenmuskelkerne sonst so kräftig entwickelt sind, habe ich ihn nicht mit sicherheit nachweisen können.

Bezüglich des genauen Ursprungs der gekreuzten und ungekreuzten Wurzeln des dritten Nerven, sind bis jetzt noch keine genauen Angaben zu machen.

Es scheint mir jedoch, daß die Reptilien nicht so viel gekreuzte III-Fasern haben als die Säuger und daß dieselben, wie bei Teleostiern und Vögeln, hauptsächlich dem ventralen Kern entstammen.

Das motorische System der Vögel.

Das *motorische System der Vögel* bietet uns einerseits schöne Übergangsformen zwischen dem der Reptilien und der Säuger, andererseitz ganz spezielle, nur den Vögeln eigene Strukturen.

Ein Übergangsstadium zu der Mammalier-Struktur findet man gewissermaßen in dem Bau des kaudalen Oblongatateiles. Eine den Vögeln ganz eigene Topographie weist der Facialiskern auf.

Fangen wir mit dem erstgenannten Gebiet, dem kaudalen Abschnitt der Oblongata an (vergl. die Rekonstruktionen: Fig. 252, 253, 254).

Das *Hypoglossussystem* der Vögel zeigt den Reptilien gegenüber eine ganz besondere Eigentümlichkeit, indem die hintere somatische Säule zwei Teile aufweist. Der untere Teil ist die direkte Fortsetzung des zentralen Abschnittes der zervikalen Vorderhörner. Er liegt etwas ventraler als der XII Kern bei den Reptilien (Nu. cerv. Fig. 251 und 256).

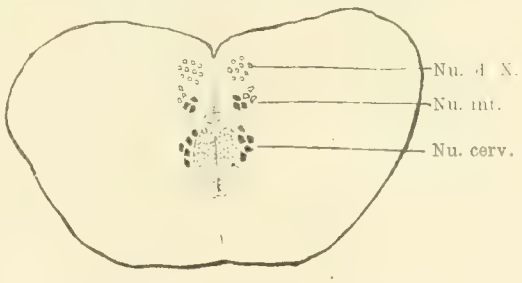


Fig. 251. Querschnitt durch das hintere Ende der Oblongata vom Storch (schematisiert).

Nach den Untersuchungen Kosaka's und Yagita's enthält dieser Abschnitt keine wirklichen Hypoglossuszellen (keine Wurzelzellen).

Eine scharfe Trennung dieser Zellgruppe von dem Zervikalmarke ist mir bei den in den Diagrammen rekonstruierten Tieren unmöglich gewesen.

Anders steht es mit den Zellen, welche von dieser Säule aus nach oben gewandert sind und teilweise einen Anschluß an einigen nach unten verlagerten Vaguszellen (Nu. int. Fig. 251) erhalten haben, denen sie sich bei den von mir untersuchten Tieren namentlich an der frontalen Spitze an-

schließen. Kosaka und Yagita fanden diesen Anschluß bei der Ente in dem kaudalen Teil, und bei Hühnern gar keinen Anschluß. Bei Colymbus fand ich auch in dem kaudalen Abschnitt diesen Anschluß an den dorsalen Vaguskern. Man kann dieselben als Zellen des Hypoglossuskernes erkennen wegen des Verlaufes der Wurzelfäden dieses Nerven, welche sich darin verfolgen lassen und ferner durch degenerative Untersuchungen (vergl. Brandis und Kosaka). Diese Zellen des XII-Kernes finden sich nur auf einer relativ kurzen Strecke. Weit hinter der Vorderspitze der IX—X-Säule anfangend, erstrecken sie sich kaudalwärts nie so weit wie der dorsale Vagus-Kern.

Die Frage, ob sich diesem Hypoglossus-Kern Vagus-Zellen anschließen, wird von Kosaka verneinend beantwortet. Brandis, Bok und ich sind dagegen der Ansicht, daß letzteres wohl der Fall ist, und dies scheint mir auf einen funktionellen Zusammenhang hinzuweisen. Welches die vermutliche Art dieses Zusammenhanges ist, werde ich bei der Besprechung der hintern viszeralen Säule näher zu erörtern versuchen. Hier will ich nur darauf hinweisen, daß der Hypoglossuskern der Vögel nicht bloß die nur gering entwickelte Zungenmuskulatur dieser Tiere innerviert, sondern hauptsächlich zur Innervation derjenigen Muskeln dient, welche der eigentümlichen Erweiterung der Trachea direkt oberhalb der Bronchien, bekannt als *Syrinx*, angehören und zur Produktion von Lauten dienen. Die Muskulatur der Syrinx entstammt dem Sternohyoideus, welcher bei den Säugern vom R. descendens hypoglossi innerviert wird. Der sogenannte Ramus laryngeus XII der Vögel, welcher die Syrinx innerviert, ist das Homologon dessen, und es ist nun eben interessant, daß, während der R. descendens bei den höhern Säugern dem Vorderhornrest des Zervikalmarks entspringt (Kosaka), der Syrinxnerv der Vögel nach demselben Autor den dorsaleren und frontaleren XII-Zellen entstammt, was eben auf einen größern funktionellen Zusammenhang mit dem dorsofrontalen Gebiete, namentlich mit dem sensiblen Glossopharyngeus-Vagus-Areal hinweist.

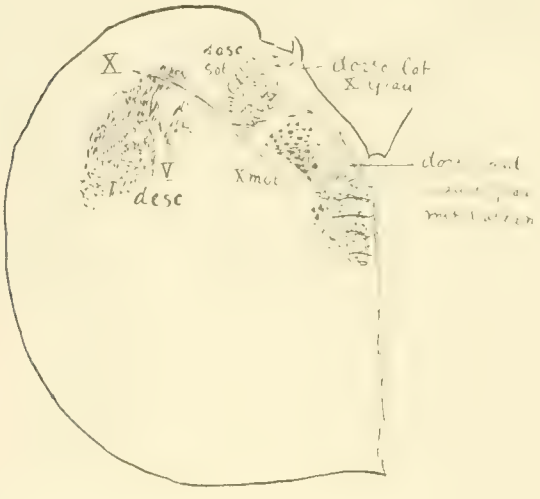


Fig. 252. Schlingenförmiger Verlauf der motorischen Vaguswurzel, durch das zentrale Längsbündel beim Casuar.

Der vordere Abschnitt des Hypoglossuskernes der Vögel, der die eigentlichen Zungenmuskeln enthält, ist wahrscheinlich bestimmt von der Lage des sensiblen Rachen-Zentrums.

Die *hintere viszerale Säule* (vergl. auch Kapitel II) zeigt bei Vögeln insoferne dasselbe Verhalten wie bei den Reptilien, als eine geringe laterale Verlagerung jener Säule (im Vergleich zu den Plagiostomen) auch hier angedeutet ist und sich äußert durch eine eigentümliche rückläufige Schlinge, indem die motorischen Vaguswurzeln erst von dem Kern in die seitlichen Partien des Fasc. long. centr. eindringen und erst dann lateralwärts ziehen. In fronto-kaudaler Richtung weist die Säule aber ein anderes Verhalten auf als bei den Reptilien.

Während die hintere Grenze dieser Säule bei den Vögeln etwa mit derjenigen bei Varanus übereinstimmt, was mit der etwa gleich großen Entwicklung des M. trapezius (XI-Kernes) in Übereinstimmung ist, liegt die frontale Grenze derselben bei den Vögeln viel weiter nach vorn, indem sie sich bis über das Niveau des Eintrittes der IX-Wurzel ausdehnt, während sie bei den Reptilien bereits eine Strecke weit hinter dieser Wurzel aufhört. Bei den Reptilien habe ich darauf hingewiesen, daß dies dem Umstande zuzuschreiben ist, daß der IX-Kern sich (ganz oder teilweise?) dem VII-Kern hinzugesellt hat. Bei den Vögeln aber läßt sich mit Leichtigkeit der Nachweis erbringen, daß der vordere Abschnitt der dorsalen Zellsäule die IX-Wurzelfasern entsendet und man braucht nicht daran zu zweifeln, daß die größere frontale Ausdehnung der dorsalen viszeralen Säule bei diesen Tieren der Tatsache zu danken ist, daß der *Glossopharyngeuskern* hierin erhalten geblieben ist.

Während wir also in dem motorischen Glossopharyngeuskern ein sehr primitives Verhalten finden, kann dies nicht mehr von den übrigen Teilen der hintern viszeralen Zellsäule gesagt werden.

Hierin findet man zwei deutliche Andeutungen von ventro-lateralen Zellverlagerungen: die eine, nur geringfügige, fängt etwas mehr frontal an als die zweite, deren Verschiebung erheblicher ist.

Die erste Zellverlagerung, welche sich allmählich aus dem dorsalen X-Kern ableiten läßt, mit dem sie, bei den von mir untersuchten Vögeln, teilweise vereint bleibt, bildet mit einem dorsal verlagerten Teil der Hypoglossussäule den *Nucleus intermedius* (Fig. 251).

Diese *verlagerten X-Zellen* hören auf einer ziemlich großen Strecke von der hintern und vordern Spitze des dorsalen Kernes auf. Die Bedeutung, welche diesen Zellen zukommt, ist nicht sicher. Man weiß, daß in der dorsalen Vagussäule selber die Motilität des untern Oesophagus, des Magens und der Lungen, entweder direkt oder indirekt (mittels sympathischer Ganglien), lokalisiert ist. Diese Zentren bleiben bei den Säugern (wo sonst eine erhebliche Zellverlagerung stattfindet im X-Gebiete) dorsal liegen. — Dort wandern ventral — außer dem IX-Kern — der Larynx- und der Herzkern.

Wir werden wahrscheinlich auch in demjenigen Teil des Vaguskernes der Vögel, welcher ventral sich zu verlagern anfängt, entweder den Larynx- oder den Herzkern erblicken müssen. Mit welchem von beiden wir hier zu tun haben, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. Wir können bloß auf

Grund von Vergleichungen Vermutungen äußern. Nun ist es auffallend, daß der obere Teil der verlagerten Zellen des X-Kernes sich teilweise zusammen gruppiert mit dorsal verlagerten XII-Zellen, mit denen sie den *Nucleus intermedius* bilden (S. 502). Auf irgend eine Herztätigkeit kann das nicht hinweisen. Wenn man dagegen nachzuforschen versucht, inwiefern das mit der Funktion des Larynx zu tun haben kann, erhält man einige Anhaltspunkte, die Hinweise in dieser Richtung geben.

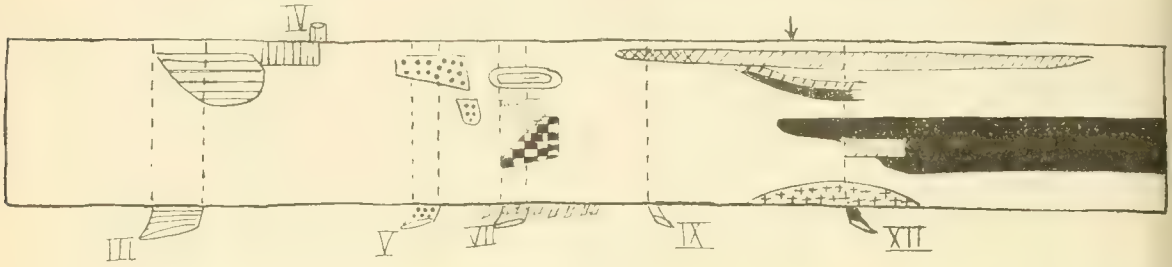


Fig. 253. Casuaris [1]).

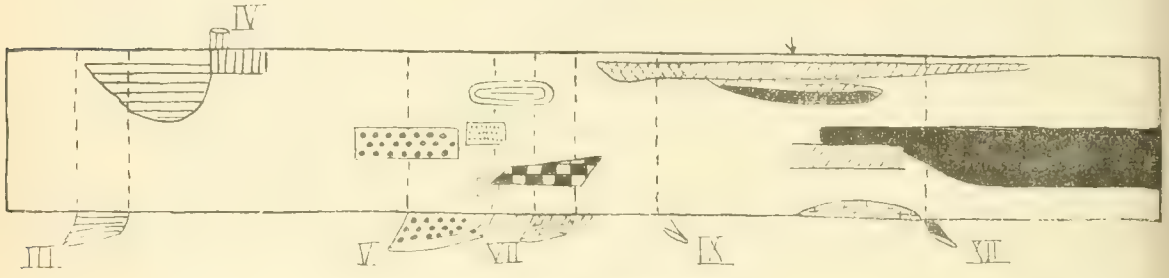


Fig. 254. Pinguin.

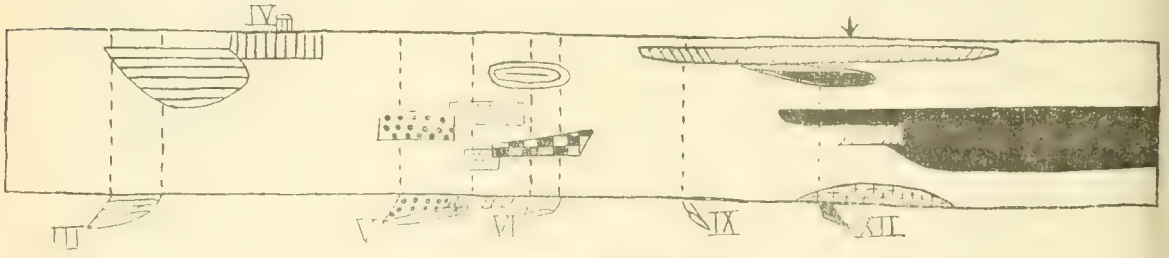


Fig. 255. Colymbus.

Fig. 253, 254 und 255. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei einigen Vögeln.

Der erste Punkt ist negativer Natur; es ist der geringe Umfang dieses Kernes, der nicht sehr mächtig ist, namentlich wenn man in Betracht zieht, daß seine Zellen nicht dicht aufeinander liegen.

Bekanntlich ist auch die Larynxmuskulatur der Vögel nur sehr schwach entwickelt, und würde also die geringe Entwicklung ihres Kernes damit

[1]) Der VII Kern erstreckt sich mit einer Spitze etwas weiter nach vorn als hier angegeben ist und erreicht fast den ventralen Trigeminuskern.

im Einklange stehen. Das wäre aber ein allzu geringer Grund, wenn nicht die geringe Entwicklung der Larynxmuskulatur der Vögel eine Nebenerscheinung mit sich führte, welche für die Bestätigung unserer Auffassung von großer Wichtigkeit ist. Die Lautproduktion der Vögel geschieht nämlich nicht nur, sogar nicht hauptsächlich, durch den Larynx, sondern durch die Syrinx, welche vom Hypoglossus innerviert wird. Die Lautproduktion würde somit ein Zusammenarbeiten von Vaguszellen und Hypoglossuszellen erfordern, und es ist sicher auffallend, daß der Nucleus intermedius X—XII der Vögel gerade das anatomische Substrat eines solchen Zusammenarbeitens geben würde.

Ich will hiermit keineswegs als bewiesen erachten, daß die Annäherung von X-Zellen und XII-Zellen, welche wir in dem Nucleus intermedius finden, das Lautproduktionszentrum dieser Tiere darstellt, aber es scheint immerhin eine wohlbegründete Möglichkeit.

Wir kommen jetzt zu dem zweiten ventrolateralen Ausläufer der hintern viszeralen Säule bei diesen Tieren, welche sich ein wenig kaudaler, auf und etwas hinter dem Calamus scriptorius findet (Fig. 253—255).

Dieselbe Zellgruppe ist auch von CAJAL gesehen worden, der ihre Verbindung mit den austretenden Wurzelfasern der Vagusgruppe ebenfalls wahrgenommen hat.

Er rechnet diese Zellgruppe, deren vordere und hintere Grenze nicht von ihm erwähnt werden, von der er aber eine sehr schöne Abbildung gibt, dem Accessorius (seinem Nervio espinal) zu.

Es kann aber sehr gut sein, daß CAJAL hier den vagobulbären Teil des Accessorius meint, den er sonst (bei Säugern) auch selber zum Vagus rechnet. Dies ist umso wahrscheinlicher, als er auch einen sensiblen Ast dabei zeichnet.

Dann würde zwischen ihm und mir keine Kontroverse bestehen.

Die einzige Art, zu entscheiden, ob es sich hier um einen ventralen X-Kern oder um einen XI-Kern handelt, besteht darin, die Wurzel, die aus ihm hervorgeht, bis zur Peripherie zu verfolgen. — Bekanntlich ist das auch nicht leicht, denn wir wissen, daß die hintern Vagus-Wurzelfäden bei einigen Tieren mit dem Accessorius austreten und dann den Stamm dieses Nerven wieder verlassen, um in das Ganglion nodosum einzutreten (R. internus accessorius). — Man müßte also den ganzen peripheren Verlauf dieser Wurzel verfolgen, um Sicherheit über ihre Natur zu erlangen.

Vergleichen wir, um nachzuforschen, ob wir es hier mit einem hintern Teil des Nucl. ambiguus der Säuger könnten zu tun haben, die Topographie dieses Kernes mit der Topographie des Nucl. ambiguus der Mammalier, so finden wir, daß seine frontokaudale Ausdehnung tatsächlich innerhalb der kaudalen Ausdehnung des Nucleus ambiguus der Säuger fällt, wie deutlich aus der farbigen Tafel II in diesem Kapitel hervorgeht.

Auch von einem anderen Standpunkte aus spricht die sagittale Topographie dieses Kernes eher für einen Vaguskern als für einen Accessoriuskern.

Vielfach doch wird angegeben — bei der manchmal schwierigen Grenzbestimmung von Nucl. ambiguus und Nucl. accessorii bei den Säugern — daß man erst dann von Nucl. accessorii reden soll, wenn die hintere

Olive aus dem Querschnitt verschwunden ist. Bei den Vögeln (Fig. 253—55) habe ich nun die Ausdehnug der untern Olive mittels des mit Kreuzen markierten Meniscus angegeben und es ergibt sich die eigentümliche Tatsache, daß der genannte Kern der Vögel die untere Olive bei keinem meiner Exemplare nach hinten überragt.

Auch dieses Verhalten spricht also zu Gunsten eines Vaguskernes.

Es liegt aber noch ein Grund vor, weshalb es nicht wahrscheinlich ist, daß wir es hier mit einem Accessoriuskern zu tun haben, nämlich die Tatsache, daß der Nucleus dorsalis Vagi von dessen Vagusnatur wir völlig überzeugt sein können, und der fragliche ventrale Kern in frontokaudaler Ausdehnung teilweise übereinstimmen, ja, der ventrale Kern gänzlich innerhalb jenes Niveaus fällt.

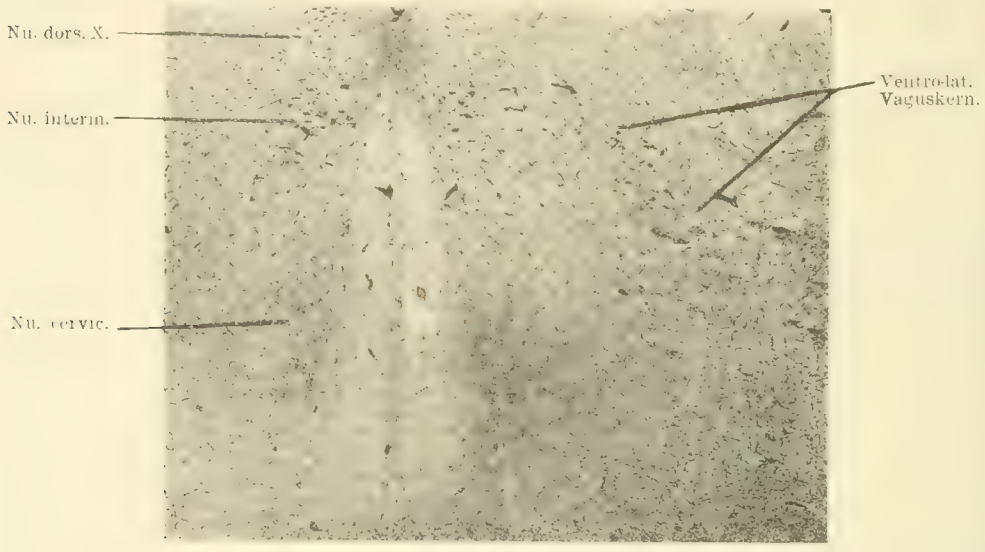


Fig. 256. Vaguskerne und oberes zervikales Grau beim Pinguin.

Gegen die Accessoriusnatur dieses Kernes spricht schließlich die Tatsache, daß seine Wurzel bei ihrem Eintritt von sensiblen Wurzelfasern begleitet ist.

Es ist also sehr wahrscheinlich, daß es sich hier um einen Vaguskern handelt (was auch KOSAKA meint), und daß wir es hier mit dem untersten Drittel des Nucleus ambiguus der Säuger zu tun haben, das dort den Larynx- und Herzkern enthält. — Da wir nun mehr Anhaltspunkte haben, um den Vagusteil des Nucleus intermedius als Larynxkern zu betrachten, würden wir es hier dann mit dem Herzkern zu tun haben, der auch noch bei den Säugern eine ventralere Lage beibehält als der Larynxkern.

Daß der ventrale X-Kern sich frontalwärts so viel weniger weit ausdehnt als der Nucleus ambiguus der Säuger, muß selbstverständlich der Tatsache zugeschrieben werden, daß der IX-Kern bei den Säugern mit im

Nucl. ambiguus einbegriffen ist, während er bei den Vögeln noch seinen dorsalen Platz bewahrt hat.

Die *vordere viszerale Säule der Vögel* bietet Eigentümlichkeiten dar, die gerade den schönsten Beweis für die neurobiotaktische Natur der Zellverlagerungen liefern.

Während wir bei den Laufvögeln (Kasuar, einem der niedrigsten Vögel) noch Verhältnisse finden, welche mehr denjenigen beim Alligator ähnlich sind, wenigstens in Bezug auf den Trigeminuskern (vergleiche Fig. 253 mit Fig. 240 B), zeigen die übrigen Vögel ganz andere Verhältnisse.

Alle weisen sie in der Topographie ihres *Facialiskernes* insofern ein prinzipiell verschiedenes Verhalten auf, als der Kern hier nicht hinter

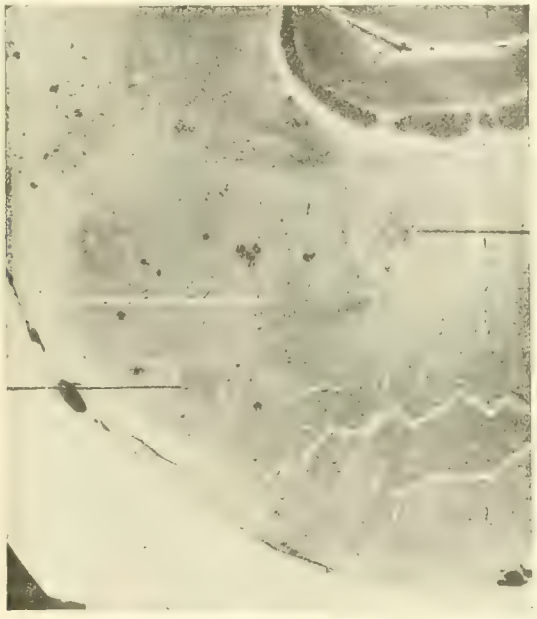


Fig. 257. Die Facialiskerne und der Abducenskern beim Storch.
(Vergl. hierzu auch Fig. 309.)

ihrem Wurzelaustritt liegt, sondern darauf (Kasuar) oder größtenteils *davor*. Meistens weist er zwei Teile auf, einen größern dorsalen Teil, et wain der Mitte der Oblongata gelegen, und einen kleinern ventralen Teil.

Der dorsalere Teil liegt dem Trigeminuskern fast an, oder verschmilzt sogar bei einigen Tieren mit einem Teil derselben.

Das Fehlen einer kaudalen Verlagerung des VII-Kernes bei den Vögeln ist ein auffallend deutlicher Beweis für die Richtigkeit der von mir angegebenen Gründe für die kaudale Verlagerung bei andern Tieren, welche dort in der kaudalen Lage des Geschmackskernes ihren Grund findet (siehe bei den Haien, S. 464, 465). Es ist nämlich auffallend, daß gerade bei Vögeln die Entwicklung des Geschmacks sehr gering ist (siehe Kapitel,

S. 303). Zwar hat Bath durch eingehende Untersuchungen Geschmacksbecher nachweisen können. Diese liegen aber fast ausschließlich in dem peripheren Verbreitungsgebiet des Glossopharyngeus. Das Facialis-Geschmacksgebiet ist sehr verkümmert [1]). Es kann also nicht Wunder nehmen, daß der Einfluß des Facialisgeschmackskernes auf den motorischen VII-Kern dieser Tiere nicht zur Geltung kommt. Nach dem Geschmack aber ist die gewöhnliche Taktilitätsempfindung der Mundhöhle und des Kopfes wohl der hauptsächlichste Reflexfaktor für den Facialiskern der niedern Tiere, und man sieht denn auch, daß bei den Vögeln, wo der Geschmack als lage-bestimmender Faktor für den VII-Kern ausfällt, die Trigeminusempfindungen dessen Platz vertreten. — Daher kommt es, daß die motorischen Facialiszellen der Vögel, anstatt rückwärts zum Glossopharyngeusniveau, frontalwärts zum Trigeminusniveau wandern.

Interessant ist die von Kosaka und Hiraiwa nachgewiesene Tatsache, daß der dorsalere [2]) der beiden VII-Kerne (Fig. 257 und 309), der sich dem

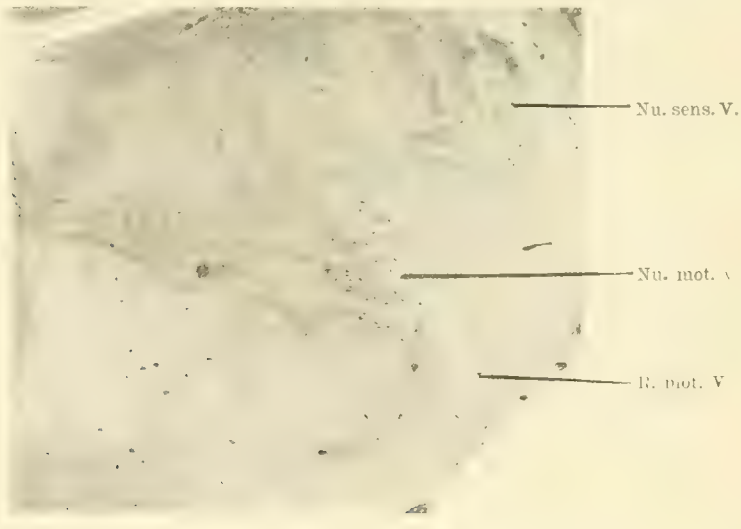


Fig. 258. Motorische und sensible Trigeminuskerne beim Storch (vergl. auch Fig. 155).

Trigeminus-Kern anlegt, ja bisweilen (Fig. 255) damit verschmilzt, den hintern Bauch des M. biventer innerviert, dessen vorderer Bauch vom V. innerviert wird. Offenbar stehen Trigeminuskern und Facialiskern bei diesen Tieren unter ähnlichen Einflüssen. Ähnliches fanden wir bei den Zyklostomen.

Auch der *motorische Trigeminuskern* der Vögel weist oft zwei nahe aneinander liegende Gruppen auf (nicht apart eingetragen, weil sie sich decken).

[1]) Die ganze Zahl der Geschmacksknospen bei Vögeln (Papageien ausgenommen) verhält sich zu denen der Säugetiere durchschnittlich wie 1 : 100. Für die genaue Zahl bei verschiedenen Vögeln und Säugern verweise ich auf das Kapitel III, S. 276 und 277.

[2]) Die ventrale Gruppe innerviert den Sphincter colli.

Ein kleinerer medialer V-Kern (sehr deutlich bei Chrysomitris) hat eine flachere Form. Er sendet seine Wurzelfasern in Bogenform erst dorsalwärts und dann lateral nach außen. Es ist dieser Kern, welcher bei einigen Tieren eine direkte Verschmelzung mit dem dorsaleren der VII-Kerne eingeht und also wahrscheinlich den vorderen Bauch des M. biventer innerviert.

Der größere Kern, lateral davon sendet seine Wurzelfasern direkt ventrolateral nach außen (vergl. Fig. 258). Dieser Kern ist mehr rund und dehnt sich etwas weiter nach vorn aus. Der ganze Komplex, namentlich aber der letztgenannte Teil des Kernes, liegt im untern Drittel der Oblongata.

Beim Kasuar (Fig. 253) ist der Zustand anders und weist primitivere Verhältnisse auf, welche an die bei Alligator und Chelone erinnern. Auch hier findet man eine Andeutung von zwei Trigeminuskernen, von denen der kleinere, kaudalere eine ventrolaterale Verlagerung aufweist. Dieser Kern entspricht vielleicht dem mehr medialen flachen V-Kern der andern Vögel. Die größere Masse bleibt hier aber gänzlich dorsal liegen [1]), ganz nahe dem Boden des vierten Ventrikels, sodaß wir in der Anordnung der V-Zellen bei diesem Tiere einen viel primitiveren Zustand vor uns haben als bei den andern Vögeln.

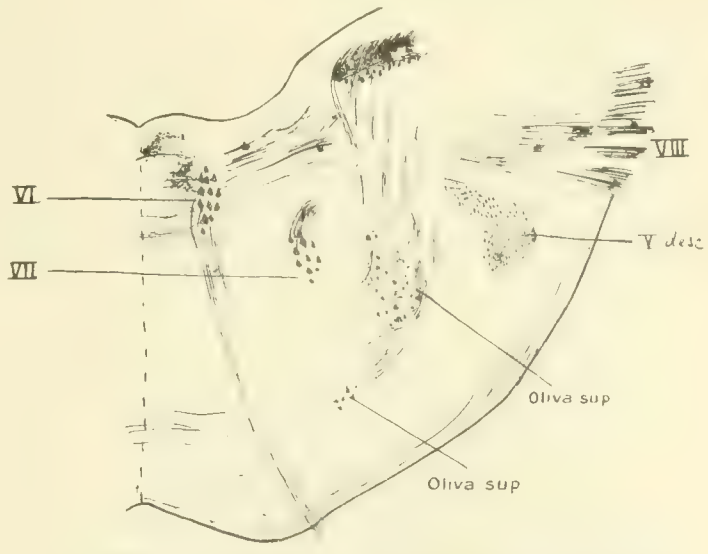


Fig. 259. Abducenskern und Facialiskern beim Casuar.

Ich habe den VII- und V-Kern der Vögel zusammen behandelt, weil gerade in ihrem gegenseitigen Verhalten das Wissenswerte über jene Kerne bei diesen Tieren liegt. Jetzt werde ich mit wenigen Worten das Verhalten des VI-Kernes und dessen Wurzeln erwähnen.

Der *Abducenskern* (Fig. 259) der Vögel ist ein einheitliches Gebilde. Der Kern liegt seitlich gegen das zentrale Längsbündel an, teilweise auf dem Niveau des Facialiswurzeleintrittes, teilweise frontal und kaudal davon. Er ist ziemlich voluminös, seitlich etwas abgeflächt.

Bei den meisten Vögeln treten die Abducenswurzeln, wie bei den

[1]) Auch bei andern Vögeln kann ein kleiner Teil des V-Kernes dorsal bleiben, sodaß dann im wesentlichen drei Kerne zu unterscheiden sind. Ich bin nicht davon überzeugt, daß dies konstant ist. Ontogenetisch sind aber (beim Huhn) alle Übergangsstadien vorhanden (Bok, Biondi).

höhern Reptilien und den meisten Säugern, frontal vom Niveau der VII-Wurzel aus. Der Name eines „sechsten" Nerven ist hier also gut angebracht. Eigentümlich ist aber, daß der Kasuar, der auch in andern Hinsichten primitivere Verhältnisse aufweist, hiervon wieder eine Ausnahme macht, indem dort die Mehrheit der Abducenswurzeln hinter dem Niveau der VII-Wurzel austreten (Fig. 253).

Dies entspricht dem phylogenetischen Entwicklungsgang vollkommen, ebenso wie die Tatsache, daß Mesdag bei jungen Hühnerembryonen einen Teil der Wurzeln in ganz kaudaler Lage fand (vergl. auch Belogolowy).

Die sagittale Topographie des VI-Kernes der Vögel bietet insofern keine Besonderheit, als wir dessen Lage auf dem Facialis-Wurzelniveau auch bereits bei dem Varan fanden. Der Kern ist bei Vögeln ganz besonders groß, entsprechend der Tatsache, daß er nicht nur den M. rectus externus innerviert, sondern auch die Muskeln bezw. den Muskel der Membrana nictitans, wie es auch bei den Reptilien der Fall ist. Ein Vergleich mit Säugetieren wird uns zeigen, daß der Kern der Vögel sich von dem der Säugetiere dadurch unterscheidet, daß er keine Tendenz zu dorsolateraler Verlagerung aufweist, wie z. B. beim Kaninchen und beim Menschen (vergl. Fig. 289 und Fig. 280). Dies steht vielleicht damit in Zusammenhang, daß der Kern der Vögel etwa ebenso viele kontrolaterale als homolaterale Reflexfasern aus den Vestibulariskernen und dem Kleinhirn bekommt, während er bei vielen Säugern mehr homolaterale Reflexbahnen aufnimmt, deren Reize dort eine Verlagerung in dorsolateraler Richtung verursachen (vergl. Fig. 289).

Die *vordern Augenmuskelkerne* der Vögel zeigen ein hochdifferenziertes Verhalten, indem der Oculomotoriuskern eine deutliche Zergliederung in verschiedene Zellgruppen aufweist (Fig. 261).

Trochleariskern und Oculomotoriuskern gehen direkt ineinander über. Bei Colymbus überdecken die beiden Kerne einander sogar einige Schnitte weit, in dem Sinne, daß der mediale Teil des III-Kern sich etwas unter, bezw. zwischen den beiderseitigen Trochlearis Kernen ausdehnt.

Der direkte Übergang vom Trochleariskern in den Oculomotoriuskern bei den Vögeln, welcher, wie wir wissen, phylogenetisch ein sekundär erworbener Zustand ist, ist auch ontogenetisch erst in späteren Stadien entstanden, wie die interessanten Befunde von Mesdag und Bok beweisen. Bei einem Hühnerembryo von $3^1/_2$ Tagen liegt zwischen III- und IV-Kern eine Distanz, die ebenso groß ist wie die Länge des Oculomotoriuskernes bei diesem Embryo beträgt. Bei einem Huhn vom 9. Bebrütungstage berühren sie einander fast, aber auch am 13. Bebrütungstage sind sie noch nicht ganz verschmolzen. Der Zustand des völligen Übergangs des einen Kernes in den andern erfolgt also erst später und geschieht in der Weise, daß der IV-Kern dann in der kaudalen Fortsetzung des dorsolateralen III-Kernabschnittes liegt.

Der Trochleariskern liegt dorso-lateral vom zentralen Längsbündel, wie bei den meisten höhern Vertebraten. Eine Zergliederung in Gruppen weist

er nicht auf (Fig. 260). Retikuläre Zellen haben sich ihm nur wenige hinzugesellt.

Fig. 260. Trochleariskern des Storches (Ciconia alba). VAN GIESONpräparat.

Der *Oculomotoriuskern* der Vögel bietet sehr interessante Verhältnisse (vergl. Fig. 261—262). Bei allen von mir untersuchten Vögeln ließ dieser Kern sich ohne jeglichen Kunstgriff jederseits in wenigstens vier Gruppen zergliedern (vergl. hierzu auch JELGERSMA und CAJAL): 1. eine ventromediale Gruppe, welche zwischen zentralem Längsbündel und Raphe liegt, 2. eine dorsomediale Gruppe, welche die dorsale Fortsetzung davon bildet, aber mehr oder weniger davon getrennt bleibt; 3. die dorsolaterale Gruppe, welche dorsal seitlich vom dem hintern Längsbundel angetroffen wird, und schließlich kommt ein vierter Kern ganz konstant bei den Vögeln vor, welcher von BRANDIS und CAJAL als Nucl. Edinger-Westphal, von MESDAG als Nucl. accessorius III bezeichnet wurde.

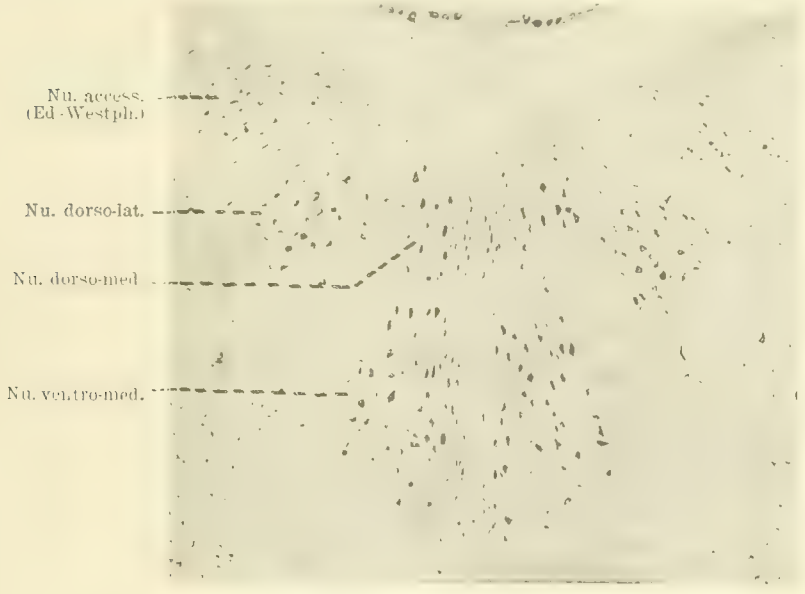


Fig. 261. Oculomotoriuskern des Huhnes, n. VERMEULEN. Nissl präparat.

Letztgenannte Gruppe liegt dorsal, bezw. dorsolateral von dem Nucl. dorsolateralis und unterscheidet sich von all den andern Kernen des dritten Nerven durch den kleinern Umfang und die geringere Tingibilität seiner Zellen.

Diesen Nucl. accessorius Oculomotorii fand ich unter den Reptilien nur

beim Varan in genau derselben Lage, Zellform und Größe (vergl. Fig. 250).

Die frontokaudale Ausdehnung der verschiedenen Zellgruppen bietet insofern eine Übereinstimming mit dem Verhalten beim Alligator, als der dorsolaterale Kern sich weiter nach vorn ausdehnt als der Komplex des ventromedialen und des dorsomedialen Kernes (vergl. Fig. 249 und 262).

Was nun die sagittale Topographie des hinzugekommenen Nucleus accessorius oculomotorii anbelangt, ergibt sich dasselbe wie bei Varanus, indem dieser Kern in dem kaudalen Abschnitt des Oculomotoriuskernes nicht vorhanden ist. Er fängt erst vor dem hintern Drittel des Oculomotoriuskernes an und dehnt sich meistens bis zu der Vorderspitze des dorso-lateralen Kernes (also bis zum frontalen Ende des III-Kernes) aus.

Ich fand dasselbe Verhalten beim Menschen (Fig. 297).

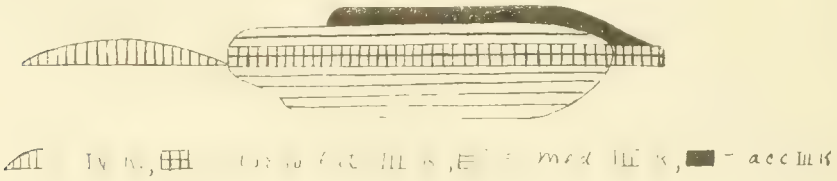


Fig. 262. Sagittale Topographie des Trochlearis- und Oculomotoriuskernes beim Pinguin.

Aus dem ganzen Verhalten des Nucleus accessorius Oculomotorii bei den Vögeln geht hervor, daß die schon von BRANDIS für möglich gehaltene Homologie mit dem EDINGER-WESTPHALschen Kern der Säugetiere (s. dort) richtig ist.

Auch aus dem akzessorischen III-Kern entstehen Wurzelfasern (CAJAL, MESDAG). BROUWER, der diesen Kern bei einem Sperling, dessen Augen völlig atrophisch waren, degeneriert fand, ist geneigt, darin die Innervation der inneren Augenmuskeln zu sehen (wie EDINGER bei den Säugern).

Den DARKSCHEWITSCH*schen Kern* habe ich in diesem Zusammenhang nicht erwähnt, weil ich es nicht für richtig halte, ihn zu dem *direkten* Verbande des Oculomotoriuskernes zu rechnen. Er ist wahrscheinlich eine Zellgruppe, die ihre Fasern schickt in die Commissura posterior (wie auch CAJAL angegeben hat) und in das zentrale Längsbündel. Topographisch schließt er sich bei den Vögeln, namentlich bei Casuaris und Spheniscus, dorso-lateral Nucl. accessorius III an. Er liegt aber mehr frontal und hat eine größere Breite (vergl. weiter Kap. VIII).

Von den Wurzelfasern des Oculomotorius kreuzt eine nicht unbeträchtliche Menge, namentlich solche aus dem ventro-medialen Kern.

Die Art, wie diese Kreuzung sich bildet, ist eine sehr eigentümliche und ist von BIONDI beschrieben, dessen Angaben der Hauptsache nach von BOK bestätigt wurden.

Es stellt sich nämlich heraus, daß in einem 4 tägigen Hühnerembryo alle Wurzelfasern noch ungekreuzt austreten. Am sechsten Tage der Inkubation fängt aber eine Migration von Zellen durch die Raphe an, wenn die

Axonen schon größtenteils gebildet sind. Infolgedessen erhalten manche Wurzelfasern einen gekreuzten Ursprung — namentlich diejenige des ventro-medialen Kernes. Diese Migration (siehe Fig. 263) endet am achten Tage der Inkubation und findet zweifellos statt infolge van gekreuzten, den Oculomotoriuskern beeinflussenden Fasern (Neurobiotaxis).

Embryo, 4 Tage. Die Migration der Zellen hat noch nicht angefangen. Alle Wurzelfasern treten homolateral aus.

Embryo, 6 Tage. Die Migration hat angefangen.

Embryo, 8 Tage. Die Migration ist beendet. Ein Teil der Wurzelfasern tritt gekreuzt aus.

Fig. 263. Entwicklung des Oculomotoriuskernes beim Huhnchen, n BIONDI.

Das motorische System der Säuger.

Die Anordnungen der *motorischen Elemente* in der Oblongata und dem Mittelhirn der verschiedenen *Säugetiere* bieten einerseits so zahlreiche Punkte von Übereinstimmung, daß man die Klasse als solche ruhig von einem Gesichtspunkte aus betrachten kann.

Andererseits aber liegen auch bei den verschiedenen Ordnungen dieser Klasse genügend Unterschiede vor, um einige Details sehr schön in ihrem ursächlichen Verbande zu beleuchten. Ich werde daher zuerst das Verhalten bei Echidna (Fig. 264) besprechen und dann die hauptsächlichsten Unter-

schiede, welche die Kerne bei den höheren Säugern aufweisen, jeden für sich erörtern. (Vergl. hierzu die Diagramme).

Während wir bei den Vögeln bereits eine größere Differenzierung im Hypoglossussystem konstatieren konnten, indem seine Zellen dort anfangen sich von der Fortsetzung des zervikalen Graus los zu lösen, haben wir bei den meisten Mammaliern das Recht, von einem ganz selbständig gewordenen Hypoglossuskern zu sprechen.

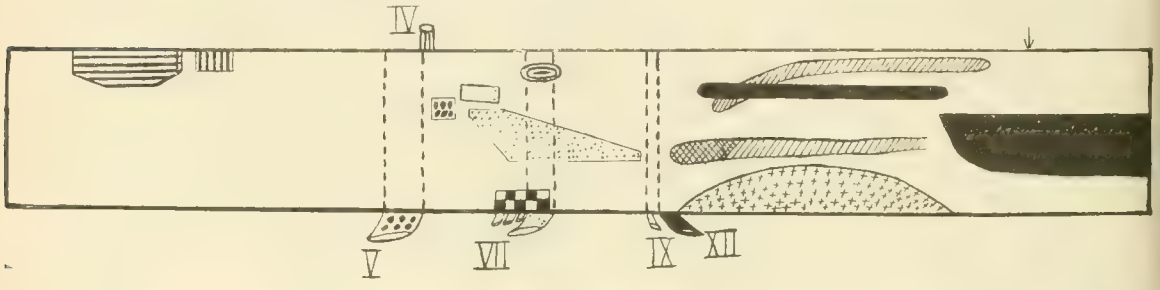


Fig. 264 A. Echidna.

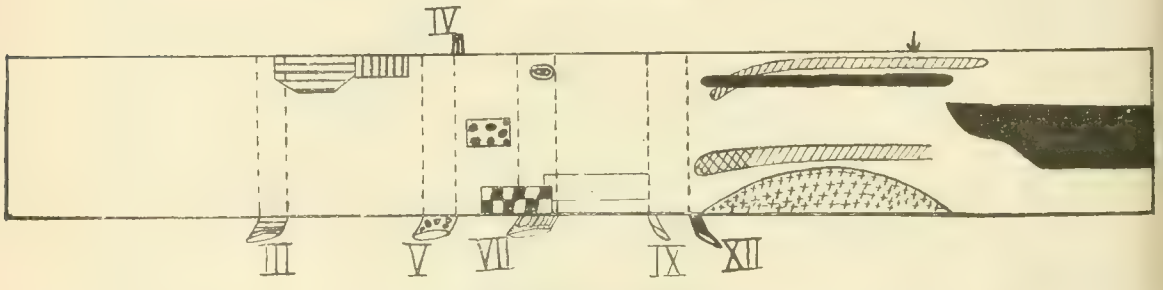


Fig. 264 B. Didelphys.

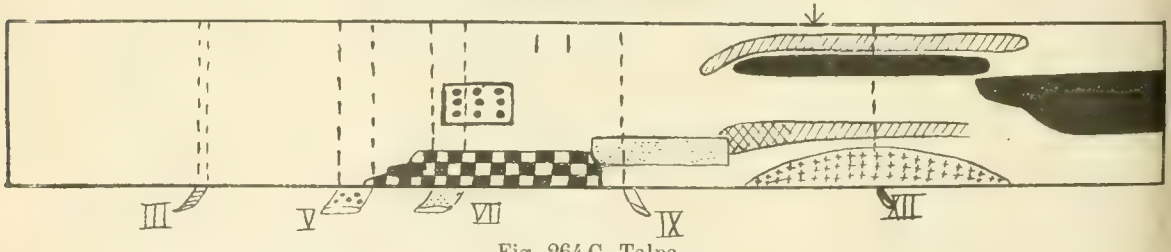


Fig. 264 C. Talpa.

Fig. 264. Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzeln und Kerne bei einigen niederen Säugern. Beim Maulwurf fehlen die Augenmuskelnerven (mit Ausnahme des III). Die zwei vertikalen Striche || geben die Lage des VII-Wurzelknies an. (Der ventrale X Kern dehnt sich etwas weiter nach hinten aus als in diesen Diagrammen angegeben ist; vergl. Fig. 273).

Der Unterschied zwischen dem Hypoglossuskern der Säuger und dem Hypoglossuskern der Vögel besteht darin, daß die Zellen bei den Säugern eine noch dorsalere Lage eingenommen haben.

Ein anderer Unterschied mit dem XII-Kern der Vögel ist dieser, daß der Hypoglossuskern der Mammalier sich weiter nach vorn ausdehnt und bedeutend größer ist.

Bei den Säugern ist also der XII total in den Gehirnstamm aufgenommen und hat er seine Verwandtschaft mit dem Rückenmarke meistens gänzlich aufgegeben.

Diese frontale Verschiebung des Kernes geht mit der frontalen Verlagerung seiner Austrittswurzeln zusammen, welche direkt hinter dem Niveau des IX. Nerven erscheinen, ja, wohl einmal vor diesem Niveau (Macropus) ein Wurzelfädchen aussenden. Wir finden hier somit dasselbe, was wir auch bei dem Abducenskern gefunden haben: daß die Wurzelverlagerung mit der Kernverlagerung gleichen Schritt halten *kann*.

Ich sage hier absichtlich Schritt halten *kann*, denn wir haben in der Facialiswurzel und in der Trochleariswurzel deutliche Beispiele dafür, daß die Wurzelverlagerung keineswegs mit der Kernverlagerung Schritt halten *muß*.

Die räumliche Möglichkeit der Wurzelverschiebung muß eben vorhanden sein. In dem Falle des Trochlearis gibt es hemmende Einflüsse der Corpora quadrigemina und des Zerebellums. In dem Falle des Facialis ist es das Verhalten des Corpus trapezoides, welches erhebliche Verlagerungen verhindern kann.

Welche Faktoren bestimmen die Lage dieses Kernes bei den Säugern? Zur Beantwortung dieser Frage ist es erforderlich, die Reflexe, welche die Hypoglossusmuskeln beeinflussen, näher zu betrachten.

Während bei den niedersten Vertebraten die Muskulatur des spinookzipitalen Systems keine Zunge bildet, finden wir von den Amphibien an, daß diese Muskulatur mehr und mehr zum Bewegunsorgan einer wirklichen Zunge wird.

Die Sensibilität dieser Zunge ist von zweierlei Art: einerseits die spezielle Geschmacksempfindung, andererseits die Taktilität. Die erste wird vom Facialis und vom Glossopharyngeus, die zweite außer von diesen, von Zweigen des Trigeminus versorgt. Diese drei Hirnnerven innervieren also die Haut, welche über die Zungenmuskulatur ausgespannt ist, das will sagen: nach dem Verluste der eigenen Hinterwurzel (XII sensibilis, wovon embryologisch Reste vorkommen: Froriep) sind die genannten sensiblen Kopfnerven im funktionellen Sinne die Hinterwurzeln des XII geworden, sie innervieren die Haut (und Muskelsensibilität), welche die XII-Muskulatur beherrscht und bilden deren hauptsächlichstes Reflexsystem.

In Anbetracht dieser Tatsache kann es nicht in Erstaunen versetzen, wenn wir finden, daß der motorische Hypoglossuskern sich von den Reptilien an dem sensiblen System dieser Kopfnerven anschließt (farbige Tafel II).

Wir wissen (Fig. 143), daß der Trigeminus (Wallenberg) einen Teil seiner Fasern, und gerade die der Mundschleimhaut, in das Grau in der Nähe des Fasciculus solitarius hineinschickt. Wir wissen weiter, daß aus das sensible Endkernen des VII, IX und X, die, aus gekreuzt und ungekreuzt verlaufenden kurzen Neuronen aufgebaute, „via central del V, VII, IX y X" von Cajal, medial vom Fasciculus solitarius, direkt an dem Hypoglossus entlang verläuft, der in sie eine große Zahl seiner Dendriten entsendet.

Es treten hierbei aber noch andere Factoren auf.

Zu den Systemen, welche die Lage des Zungenkernes bestimmen, muß auch der STADERINI'sche Kern gerechnet werden, welcher zwischen XII- und dorsalen motorischen X-Kern eingekeilt liegt (siehe das Kapitel III, Fig. 142 und S. 312). Der neurobiotaktische Einfluß all der genannten Systeme bedingt offenbar die Lage des motorischen Zungenkernes.

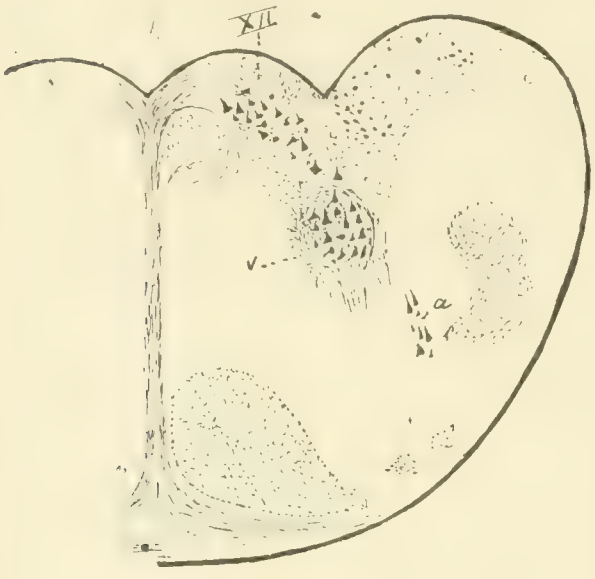


Fig. 265. Hypoglossuskern (XII), V = Vorderhornrest, a = Ambiguuskern bei Phocaena, n. VERMEULEN.

Daß der Geschmack der Zunge dabei eine Hauptrolle spielt, wird durch die von VERMEULEN entdeckte Tatsache bewiesen, daß der Kern bei Phocaena (wo der Geschmack atrophiert ist: RAWITZ) viel weniger weit nach vorn verlagert ist und seine Verbindung mit dem Grau des Zervikalmarkes beibehalten hat (vergl. Fig. 265).

Zwar findet man auch bei Cameliden und bei der Giraffe daran erinnernde Verhältnisse, der primitive Typus wird aber unter den Säugern nirgends so stark vorgeführt als bei Phocaena (VERMEULEN).

Ich werde jetzt noch einige Details jenes Kernes bei verschiedenen Säugern erwähnen.

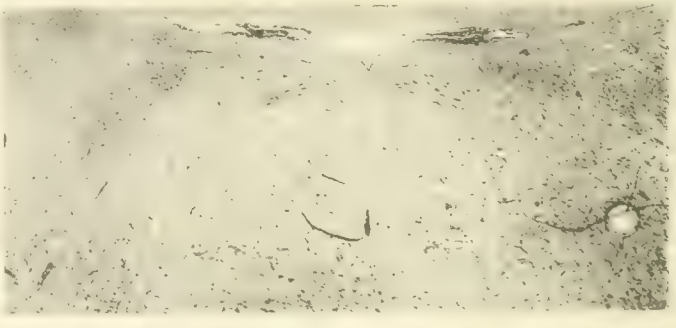


Fig. 266. Hypoglossuskern des Opossums (Didelphys marsupialis).

Der XII-Kern von Echidna und Didelphys ist klein und nimmt eine laterale Lage ein, sich seitlich in der Richtung des dorsalen Vaguskernes ausdehnend (siehe Fig. 266 und 275).

Eine deutliche Einteilung in Gruppen habe ich hier nicht wahrnehmen können.

Letzteres ist wohl der Fall bei Karnivoren, wo man, bei Canis familiaris mindestens *drei Zellgruppen* unterscheiden kann.

Die längste Gruppe liegt *ventro-median*, über die ganze Länge des Kernes.

In seiner vordern Hälfte weist der Kern außerdem eine ventrolaterale Gruppe auf, welche etwa der Richtung des Wurzelverlaufs entspricht, lateral davon liegt, und eine ziemlich große Anzahl Zellen umfaßt. Frontal von der Mitte des XII-Kernes nimmt diese Gruppe an Umfang zu, um sich dann allmählich mit dem ganzen Kern zu verkleinern.

Die dritte Zellgruppe des XII-Kernes fängt an auf dem 2. Fünftel der Kernlänge — vom hintern Pole angerechnet. — Anfänglich liegt sie dorsolateral, mehr nach vorn zu rein lateral. Diese Zellgruppe hat namentlich in ihrem hintern Abschnitt Anschluß an die Zellen des dorsalen X-Kernes (Vergl. S. 502) und scheint diejenige zu sein, in welche KOSAKA und YAGITA den R. descendens XII beim Kaninchen und Hund lokalisieren, in Übereinstimmung mit früher von PARHON und GOLDSTEIN gemachten Experimenten. In der Nähe der Zellen des R. descendens, etwas oberhalb derselben, liegt der Kern des Hyo-glossus und Stylo-glossus (STUURMAN), während die Genio-hyoideus und Genio-glossus ihren Ursprung in dem vordern ventrolateralen Abschnitt finden. Die M.M. verticales und transversi, welche die zentrale Masse des Zungenfleisches bilden, werden schließlich von der erst erwähnten, ventromedianen Zellgruppe innerviert (STUURMAN: Maus).

Fig. 267. Hypoglossuskern (Kaudalpol) eines Ameisenbären (Myrmecophaga).

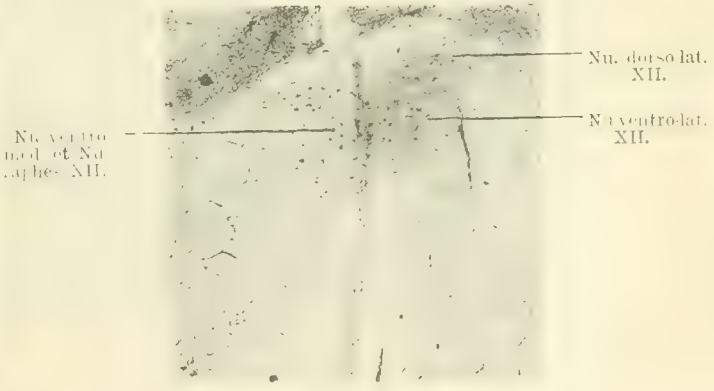


Fig. 268. Hypoglossuskern (in der Mitte) eines Ameisenbären (Myrmecophaga).

Sehr interessant ist auch der XII-Kern der Ameisenfresser durch seine enorme Größe, die mit der großen Länge der Zunge dieser Tiere korrespondiert, und durch seine exquisite Zellgruppierung.

Insofern zeigen *Myrmecophaga jubata* (Fig. 267 und 268) und *Tamandua tetradactyla* (die im Prinzip miteinander übereinstimmen) eine Übereinstimmung mit der ebenerwähnten Zellgruppierung des Hundes, daß man einen ventromedianen und einen dorsolateralen Kern deutlich unterscheiden kann. Von diesen beiden

ist auch wieder die ventromediane Gruppe diejenige, welche fast durch den ganzen Kern hin zieht, während die dorsolaterale Gruppe bei Myrmecophaga im hintern Drittel (beim Hund nur im hintern Fünftel) fehlt (Fig. 267.) Der dorsolaterale Kern legt sich dem dorsalen X-Kerne sehr nahe an. Die ventrolaterale Gruppe weist keinen auffallenden Unterschied zum Verhalten beim Hunde auf.

Namentlich interessant bei diesen Tieren ist der Umstand, daß die ventromedianen Kerne der rechten und linken Seite sehr eng aneinanderstoßen, sehr groß sind und frontal vom hintern Drittel (Fig. 268) eine *Raphegruppe* [1]) bilden, die sehr mächtig wird. Frontalwärts endet zuerst der Raphekern, dann der Rest des ventromedianen Kernes, während der dorsolaterale Kern am längsten bestehen bleibt.

Nach STUURMAN stimmt diese Entwicklung des ventromedianen Kernes überein mit der Tatsache, daß die M.M. verticalis und circularis bei diesen Tieren sehr stark sind. Ob das Fehlen eines Zungen-Septums bei diesen Tieren und die daher starke Zusammenwirkung beiderseitiger Muskeln den Raphekern hervorruft, ist nicht sicher, aber sehr wahrscheinlich.

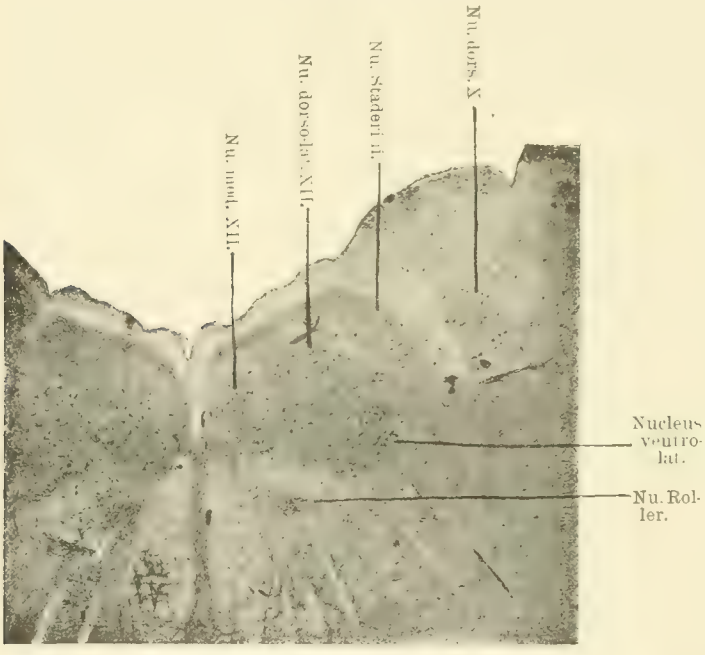


Fig. 269. Hypoglossuskern des Menschen. Mittel-tuck des Kernes.

Auch der Hypoglossuskern der Primaten und des Menschen (Fig. 269) weist deutliche Zellgruppierungen auf, (vergl. hierzu namentlich GOLDSTEIN und MINEA, MINGAZZINI, HUDOVERNIG, PARRHON und PAPINIAN). Hierbei tritt als größte Differenz hervor, daß der R. descendens XII bei den Primaten nicht mehr vom XII-Kern, sondern vom oberen Zervikalmark innerviert wird.

Bezüglich der *Nebenkerne* des XII: des Nucleus antero-lateralis von DUVAL und des Nucleus accessorius von ROLLER, kann ich kurz sein.

[1]) Bei dem sehr großen XII-Kern der Giraffe fand VERMEULEN ebenfalls eine Andeutung eines Raphekernes, was bei der ebenfalls sehr beweglichen und langen Zunge dieses Tieres nicht befremdend ist.

Der Rollersche Kern (Fig. 269) ist kein Hypoglossuskern, wie auch schon aus seiner kleinern Zellgröße hervorgeht, sondern eine frontale Fortsetzung der retikulären Elemente des zervikalen Graues (Cajal) [1]).

Was den anterolateralen Kern von Duval betrifft, so glaube ich nicht, daß er einem abgesprengten Stück des XII-Kernes [2]) (dem Nucleus praepositus Marburg's) entspricht, sondern daß es sich um kleinere, wahrscheinlich retikuläre Elemente handelt, welche fast konstant am Vorderpole des Hypoglossuskernes bei allen Säugern (vielleicht mit Ausnahme von Echidna) gefunden werden: retikuläre Elemente des Höhlengraus.

Es ist nämlich ein interessanter Unterschied zwischen der Umgebung des XII-Kernes der Mammalier mit der niedern Vertebraten; bei den Säugern ist der Kern mehr und mehr von kleinen retikulären Elementen umgeben, die sich ihm dorsal als Zellen des Höhlengraus anschließen (bei Myrmecophaga namentlich an der vordern Hälfte des Kernes). Dies ist eine Eigentümlichkeit, welche allen motorischen Kernen der Säuger eigen ist, (wie wir weiter unten beim Abducenskern, S. 544, auch sehen werden).

Die Kerne der *hintern viszeralen Säule* weisen bei den Säugern die größten Veränderungen auf im Vergleich zu den Nicht-Säugern. Das zeigt sich sofort an dem Verhalten des Accessorius-Kernes.

Man teilt den *Nervus accessorius* der Säuger wohl in zwei Teile ein, einen *bulbären* und einen *spinalen* Abschnitt, auch wohl bekannt als *Nervus vago-accessorius* und *Nervus accessorius spinalis*.

Nähere Untersuchungen haben indessen gezeigt, daß der Nervus vago-accessorius Autorum aus dorsalen, (oder, nach andern, aus ventralen — Ambiguus —) Vaguszellen seinen Ursprung nimmt und deshalb ein Unterschied zwischen N. accessorius bulbaris und N. accessorius spinalis gleich ist einem Unterschied zwischen hinterer Vaguswurzel und N. accessorius (spinalis) weil der sog. N. accessorius bulbaris eben als der hinterste Abschnitt des Vagus zu betrachten ist (Kosaka).

Will man aber denjenigen Teil des spinalen XI-Kernes (Fig. 273) der bei Verfolgung in frontaler Richtung noch in der Oblongata zu erkennen ist, Nucleus accessorius bulbaris nennen, dann liegt manchmal ein bulbärer Abschnitt jenes Kernes vor, dessen Fasern aber peripher mit dem N. accessorius spinalis verlaufen.

Als Grenze der Oblongata wird bei Säugern im allgemeinen die Pyramidenkreuzung genommen, und manchmal dehnt sich der Accessoriuskern, den man leicht vom Rückenmark nach vorne verfolgen kann, über diese

[1]) Es scheint mir nicht unmöglich, daß er mit dem zervikalen grauen Fortsatz unterhalb des XII-Kernes der Vögel korrespondiert.

[2]) Solch ein frontal abgesprengtes Stück, aus dem tatsächlich Wurzelfasern hervorgehen, kam einmal zu meiner Beobachtung. Auch hinten, zwisschen XII und Vorderhorn kann eine solche Zellgruppe vorkommen.

Grenze frontalwärts hinaus. In diesem Sinne genommen, kommt also bei vielen Säugern ein bulbärer Accessoriusabschnitt vor.

Indessen wäre es unrichtig, diesen Abschnitt als etwas anderes zu betrachten, als einen bloßen Fortsatz des N. Accessorius spinalis, und es wäre also der Unterschied zwischen bulbärem und spinalem Accessoriuskern bloß topographisch, sodaß man schließlich um Verwirrung vorzubeugen, am besten tut, nur vom *einem Accessoriuskern* im allgemeinen zu sprechen und nur von *einem* Nervus accessorius, dem sich frontal auf einer kurzen oder längeren Strecke wirkliche Vagusfasern zugesellen können.

Wie wir gesehen haben, ist der Accessoriuskern, d. i. der Kern des Trapezius und Sterno-cleido-mastoideus, bei den niedern Tieren noch ganz in einer Säule mit dem dorsalen Vaguskern einbegriffen.

Während sich bei den Säugern nun aus der gemeinschaftlichen dorsalen Zellsäule der Nucleus ambiguus (s. u.) in ventrolateraler Richtung sondert differenziert sich der Accessorius-Kern aus der dorsalen Säule in kaudolateraler Richtung, und wird er außerdem im Rückenmark durch Apposition vergrößert.

In Hinsicht darauf ist es interessant, daß VERMEULEN bei Cameliden, Giraffe, ja bei allen Ungulaten und auch bei Phocaena noch einen Verband des Accessoriuskernes (natürlich des intrabulbär liegenden Frontalpols desselben) mit dem dorsalen Vaguskern fand (vergleiche Fig. 272 und Fig. 273).

Kaudalwärts erstreckt sich der Accessoriuskern bei dem Menschen von etwa dem hintern Pole der Oliva inferior bis ins 5. oder 6. Zervikalsegment hinein, beim Pferde, wo er zur Hebung der Vorderbeine beiträgt, bis in daß 7. Segment. Nicht bei allen Säugern reicht er jedoch so weit hinab.

Seine Zellen haben in allgemeinen im Rückenmark eine laterale, perlschnurähnliche Anordnung, und seine Wurzeln zeigen die Eigentümlichkeit, daß die kaudaleren etwas dorsaler austreten als die frontaleren, ein wichtiger Anhaltspunkt, der auch für die Wurzelfäden der hinteren viszeralen Säule der Reptilien sehr deutlich ist (vergleiche hierzu Fig. 270 A, B und C und auch Fig. 105).

Die Würzelbündel des Nerven vereinigen sich zu einem Stamm, der im Vertebralkanal zwischen Vorder- und Hinterwurzeln aufwärts steigt und direkt hinter dem Vagus durch das Foramen jugulare den Schädel verläßt. Eine Ausnahme machen nur die Cameliden, wo jedes Accessoriuswürzelchen für sich den Vertebralkanal verläßt (LESBRE, WINGATE TODD[1]) und VERMEULEN) und wahrscheinlich nahe den Hinterwurzeln der entsprechenden Segmente aus dem Vertebralkanal zieht.

Da der Unterschied zwischen dem Accessoriuskern der Säuger und demjenigen der Nichtsäuger zu groß ist, um ein Bild von der Entwicklung des Mammalier-Accessoriuskernes aus demjenigen der Submammalier geben zu können, habe ich die Ontogenese dieses Kernes bei Schafembryonen

[1]) Briefliche Mitteilung.

verschiedenen Alters studiert; Prof. RÖTHIG hatte die Güte, mir verschiedene sehr schön gefärbte Serien derselben zur Verfügung zu stellen. (Embryonen v. 12, 17, 23 und 33 mm Scheitelsteißlänge).

Bevor ich aber zur Beschreibung dieser ontogenetischen Befunde übergehe, will ich in wenigen Worten zusammenfassen, was die Phylogenese uns bis jetzt über diesen Kern gelehrt hat.

Das Studium des Trapeziuskernes der niedern Vertebraten hat gezeigt, daß der Trapeziuskern der Selachier eine einfache Fortsetzung der dorsalen Vagussäule dieser Tiere ist, daß er also dort die kaudalste Spitze dieser Säule bildet (vergl. für die Wurzeln Fig. 270 A).

Bei EIDECHSEN sahen wir nun, daß in dem kaudalen Teil der Vagussäule sich zwei Prozesse abspielen; der eine Prozeß besteht darin, daß etwa auf dem Niveau des Calamus scriptorius und etwas dahinter eine ventrale Zellverlagerung auftritt, die wir auf Grund der Vergleichung mit Vögeln und Säugern als den Anfang des ventralen Vaguskernes (hinteres Stück des Ambiguus) betrachten dürfen (S. 492 und Fig. 240).

Diese Verlagerung findet an der Grenze zwischen dem mittlern und hintern Abschnitt der viszeralen Säule, aber nicht an ihrem allerkaudalsten Abschnitt statt. Dort geht ein anderer Prozeß vor sich, nämlich eine bedeutende spinale Verlängerung der dorsalen Säule, wie ein Vergleich mit der nämlichen Säule der Selachier und Amphibien lehrt.

Dabei läßt sich konstatieren, daß die kaudalsten Zellen dieser spinalen Verlängerung in ihrer Totalität mehr und mehr die Lage in der direkten Nähe des Zentralkanals (etwas dorsal davon) verlieren und sich etwas mehr lateroventral zwischen Hinter- und Vorderhornbasis hineinschieben.

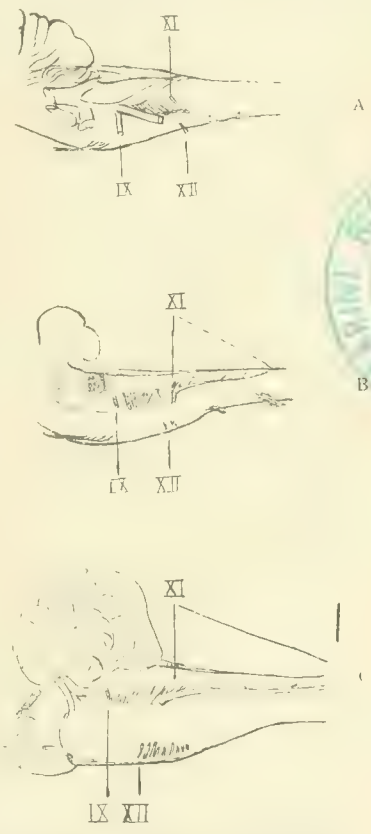


Fig. 270. Lage und Ausdehnung der Accessoriuswurzeln bei einem Hai A, einem Alligator B, und bei einem Säuger C.

Diese Verlagerung ist dort jedoch nur noch eine geringe. Soviel aber war deutlich aus dem Verhalten bei diesen Tieren, daß der Accessoriuskern dort nicht aus einer kaudalen Verlängerung des ventralen Vaguskernes, sondern aus der spinalen Verlängerung der dorsalen Vagussäule entstand, welche sich zu gleicher Zeit in ihrer Totalität etwas ventrolateral verschiebt.

Dasselbe nun zeigt das Studium der Schafembryonen, aber in viel deutlicherer, sogar auffallender Weise.

Bei einem Embryo von 12, namentlich aber von 17 mm findet man im Zervikalmark bereits einen deutlichen Accessoriuskern, der sich durch die Größe seiner Zellen klar von der Umgebung abhebt.

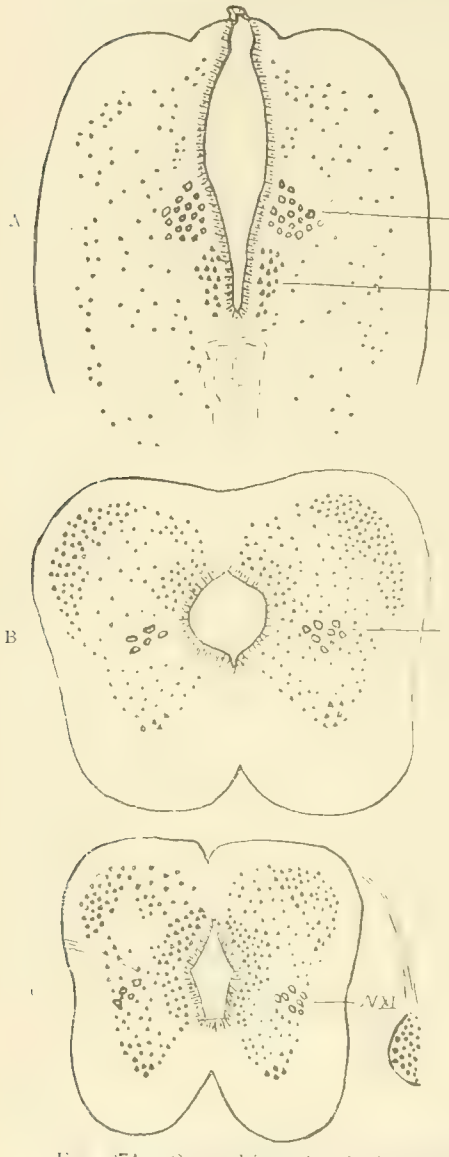


Fig. 271. Querschnitte durch das obere Zervikalmark nahe der Oblongata eines Schafembryos von 33 mm Scheitelsteißlänge. (Präparate Dr. Röthig.)
A: 128 Schitte vor dem Hinterpol der Oliva inferior.
B: 2 Schnitte kaudal von der Olive.
C: 62 Schnitte kaudal von der Olive.

Noch deutlicher aber sind diese Verhältnisse bei Embryonen von 23 und 33 mm, die auch deshalb für dieses Studium wertvoller sind, weil die untere Olive dort bereits gut entwickelt ist und wir somit mehr topographische Anhaltspunkte haben.

Verfolgt man dort diesen Kern frontalwärts, so zeigt sich die eigentümliche Tatsache, daß er nicht, wie es bei ausgewachsenen Säugern manchmal der Fall ist, scheinbar in den ventralen Vaguskern übergeht, sondern in den dorsalen Vaguskern [1]) (Fig. 271 A, B und C).

Interessant ist dabei, daß diese Entwicklung des Trapeziuskernes etwas eher auftritt als diejenige des ventralen Vaguskernes, von dem in dem Embryo von 23 mm kaum eine Andeutung ist, während in dem von 33 mm bloß sein Anfang auf dem hintern Niveau der untern Olive ersichtlich ist, gerade wie dies bei Vögeln der Fall ist.

Es ist offenbar, daß die Ontogenie hier die Phylogenie wiederholt, aber in viel klarerer Weise.

Diese größere Deutlichkeit findet ihren Grund hauptsächlich darin, daß die Trapeziuszellen der Reptilien denselben relativ klei-

[1]) Dieser hat in jenem Stadium auch die perlschnurformige Anordnung des Trapeziuskernes (hier und da Lücken).

nen Umfang der Zellen des dorsalen Vaguskernes dieser Tiere haben, während die Trapeziuszellen dieser Embryonen, wie diejenige der Vaguskernes derselben, sich durch ihre Größe auszeichnen. (Fig. 271, A, B und C).

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß die Tatsache, daß der Trapeziuskern teilweise durch ein spinales Wachstum von ursprünglich frontaler liegenden Zellgruppen entsteht, auch die Bildung der sog. KRAUSE'schen „Respirationsbündelchen" [1]) erklärt, welche namentlich beim Kaninchen sehr deutlich sind und aus longitudinalen frontal verlaufenden intramedullären Wurzelfasern des Accessorius bestehen.

In Übereinstimmung mit dieser Darstellung steht die bereits erwähnte Tatsache, daß VERMEULEN bei vielen ausgewachsenen Tieren (namentlich Ungulaten) noch einen zusammenhang zwischen dem Accessoriuskern und dem dorsalen Vaguskern nachweisen konnte, jedoch nicht zwischen dem Accessorius- und ventralen Vaguskern.

Als Fortsetzung des Nucl. ambiguus darf der Accessoriuskern nicht betrachtet werden, obschon er daran grenzen kann (Fig. 273).

Der Ambiguuskern verlagert sich selbständig vom dorsalen X-Kern in ventraler Richtung, und in den Fällen, in denen Accessorius und Ambiguuskern bei ausgewachsenen Säugern gelegentlich einmal scheinbar in *einer* Säule liegen, handelt es sich um einen sekundären Zustand (vergl. auch VERMEULEN).

Fig. 272 A.

Fig. 272 B.

Fig. 272 A, B. Zwei Querschnitte durch das obere Zervikalmark einer Lama n. VERMEULEN.

In Fig. 272 A — etwas frontaler als Fig. 272 B — sind XI und dorsaler X Kern verbunden.

Obgleich also ursprünglich eine spinale Verlängerung des dorsalen Vaguskernes und manchmal damit verbunden, soll deshalb nicht gesagt sein, daß der Accessoriuskern der Säuger

[1]) Es braucht wohl kaum gesagt zu werden, daß dieselben mit dem eigentlichen Respirationsbündel, dem Fasc. solitarius, nichts zu machen haben. Der Fasc. solitarius (siehe Kap. III) besteht wesentlich aus sensiblen Wurzelfasern des Glossopharyngeus und Vagus und steigt nicht so weit hinab als die KRAUSE'schen Bündelchen (S. 306—309).

nur entsteht durch eine kaudalwärts fortschreitende Teilung oder Verschiebung der dorsalen X Neuroblasten.

Wir müssen annehmen, daß außerdem an vielen Stellen des Zervikalmarkes viszerale Zellgruppen sich ausbilden, die sich zu einer Reihe legen, den Accessoriuskern durch ein appositionelles Wachstum vergrößernd.

Daß es sich dabei nicht handelt um Ventralwurzelelemente, deren Zellen und Axonen sich dorsal verlagern, geht aus der ganzen Eigenart des viszeralen Nervenapparates als Dorsalwurzel hervor und findet eine Bestätigung in der Tatsache, daß gerade die kaudalsten Wurzelbündel des Accessorius am dorsalsten nahe der Hinterwurzel austreten. Falls das kaudale Wachstum jenes Kernes aus ventralen Wurzelelementen hervorginge, würde man gerade an seiner Wachstumsspitze, an dem Kaudalpol, einen mehr ventralen Austritt der Wurzelbündel erwarten.

Eher darf man der Theorie Beccari's eine Wahrscheinlichkeit nicht absprechen, daß die Vergrößerung des Kernes in Myelo stattfindet aus Elementen, welche den Von Lenhossek'schen Elementen der Vögel und Reptilien (S. 171) verwandt sind.

Die Lage des Accessoriuskernes im Zervikalmark weist einige Verschiedenheiten auf, je nach der Tierart. Für fast alle Tiere gilt jedoch, daß der Kern, je weiter man kaudal kommt, desto mehr ventrolateral liegt, obschon seine Wurzel dorsaler austritt.

Auch dies spricht zu Gunsten einer Verwandtschaft mit den Lenhosseksehen Elementen der Reptilien und Vögel, deren Zellen in dem ventrolateralen Abschnitt des Vorderhornes liegen, während ihre Wurzeln mit den Hinterwurzeln austreten (Fig. 85).

Zu Gunsten dieser Theorie darf vielleicht auch die von Lesbre, Wingate, Todd und Vermeulen bestätigte Tatsache erwähnt werden, daß bei einigen Ungulaten (Cameliden) der N. Accessorius sich nicht extramedullär zu einem einheitlichen Strang sammelt, sondern getrennt bleibende Wurzelbündelchen aufweist, welche nahe den Hinterwurzeln austreten (s. o.).

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß Berkelbach van der Sprenkel beim Igelembryo Ganglienknötchen an den Accessoriuswurzelbündelchen sah, was ebenfalls ihre originelle Hinterwurzelnatur beweist.

Hiermit soll selbstverständlich der Tatsache (Bolk u. A.) nicht widersprochen werden, daß sich der Accessoriuswurzel nach ihrem Austritt aus dem Vertebralkanal ventrale Wurzelfasern aus den ventralen Hörnern anschließen können und der Trapeziusmuskel auch somatische Nervenendigungen aufnimmt.

Es können die Zellen, aus denen diese ventralen Wurzelbündel des M. Trapezius hervorgehen, sich sogar zentral den Accessoriuszellen anlegen (Vermeulen). Dies ist aber ein sekundärer Zuwachs, der die viszerale Integrität des eigentlichen Accessoriuskernes nicht beeinflußt.

Die beiden übrigen Bestandteile der hinteren viszeralen Säule, den *Vagus-* und *Glossopharyngeuskern*, werde ich im Anschluß an den Accessoriuskern behandeln.

Die Ursache der geringern frontalen Ausdehnung der hintern dorsoviszeralen Zellsäule im Vergleich zu den Vögeln (farbige Tafel II), wo sie sich über das Niveau des Glossopharyngeuseintrittes ausdehnt (Fig. 253—255), liegt in der Tatsache, daß der motorische Kern jenes Nerven, der bei den Vögeln gänzlich im der dorsalen Säule einverleibt ist, bei den Mammaliern eine ventrale Lage angenommen hat und den vorderen Abschnitt des Nucl. ambiguus bildet.

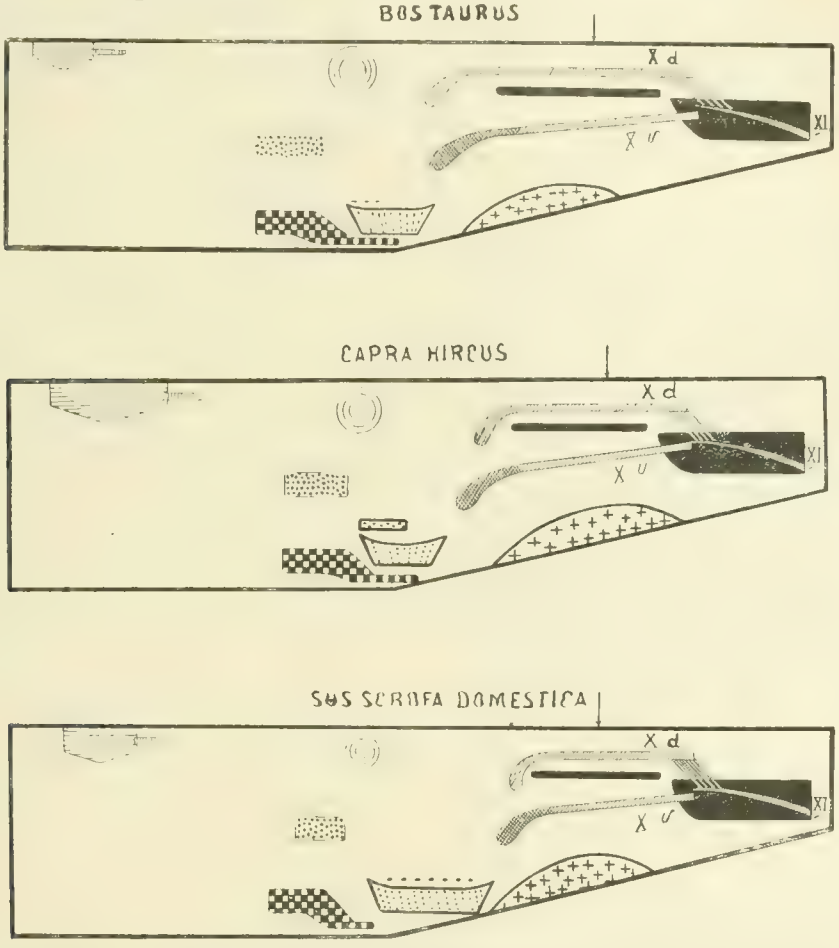


Fig. 273. Verhalten des Accessorius Kernes (XI, gestrichelt zum dorsalen und ventralen Vaguskern bei einigen Huftieren, n. VERMEULEN.

Nur wenige Zellen des Glossopharyngeus — das Speichelsekretionszentrum des N. Jacobsonii (Gland. parotis) — haben eine etwas dorsalere Lage in der Nähe des Geschmackszentrums beibehalten (Fig. 282: n. YAGITA). Ich komme darauf zurück bei der Behandlung des Speichelsekretionszentrums des Facialis (Gland. submaxillares und sublinguales, s. S. 538).

Auch in dieser Beziehung ist die dorsale Säule bei den Säugern anders als bei den Vögeln, daß ihre frontale Spitze etwas ventralwärts abbiegt, wie in den Diagrammen schematisch (etwas stark) angegeben ist (Fig. 273).

Dies kann eine Folge rein mechanischer Einflüsse der Umgebung sein und seine Ursache darin finden, daß der STADERINI'sche Kern, der kaudal zwischen X- und XII-Kern liegt, sich frontal in lateraler Richtung vergrößert und sich zwischen den dorsalen Vaguskern und den Boden des vierten Ventrikels einschiebt.

Die ventrale Abdrängung des motorischen X-Kernes fängt nämlich dort an, wo der Nucleus STADERINI sich über den Vaguskern hin mit dem lateralen Oblongatafelde verbindet. Ich muß aber bemerken, daß dadurch dort auch das sensible Grau der viszeralen Säule etwas niedriger zu liegen kommt. Es kann also auch sein, daß diese Verlagerung die Folge des genannten Verhaltens des sensiblen Kernes ist. Jedenfalls bleiben die viszerosensible und viszeromotorische Säule miteinander in Kontakt.

Da bei dem Menschen an dieser Stelle der ventrale Kern (Nucl. ambiguus) etwas nach oben umbiegt, nähern sich dort die beiden Kerne erheblich, hören aber dann auch bald auf (Fig. 285).

Ein anderer Unterschied zu dem Verhalten bei niedren Vertebraten ist dies, daß der dorsale X-Kern bei den Säugern viel weiter von der Mittellinie entfernt ist und fast dem Grau der (ihn reizenden) sensiblen Vaguswurzel einverleibt ist: ein fortgeschritteneres Stadium der Verschiebung, welche bei den Vögeln und Krokodiliern bereits angedeutet war in dem schlingenförmigen Verlauf, den die motor. X-Wurzel dort macht (vergl. Fig. 238 B und 252), deren Verlauf hier aber vereinfacht ist.

Fig. 274. Nucleus motorius commissuralis X dorsalis bei der Llama, n. VERMEULEN.

Die Größe des dorsalen Vaguskernes ist ziemlich verschieden. Bei den Monotremen und Marsupialiern ist er gleich groß, und auch die Rodentier haben etwa einen ebenso großen Nucleus dorsalis X. Beim Rind fand VERMEULEN ihn erheblich größer, was er mit dem großen Magen dieser Tiere in Verbindung bringt. Die Elemente, welche in dem dorsalen Vaguskern repräsentiert sind, sind nämlich der untere Teil des Oesophagus, der Magen und die Lunge.

Bei einigen Säugern (Cameliden Giraffe, Phocaena) zeigt der dorsale X-Kern am hintern Ende eine kommissurelle Verbindung der motorischen Zellen oberhalb des Zentralkanals (Nucl. commiss. motorius X VERMEULEN's) in der Nähe der Commissura infima (Fig. 274), ebenfalls ein eklatantes Beispiel neurobiotaktischer Einflüsse, weil diese motorischen Zellen dem Grau der kreuzenden sensiblen Fasern dieses Nerven anliegen. Sehr lehrreich ist das Studium des *Nercl. ambiguus.*

Vergleichen wir den Abschnitt des Vaguskernes, welcher bei den Vögeln die ventrale Wanderung gemacht hat mit dem *Nucl. ambiguus* der Säuger, dann sehen wir, daß der ventrale Kern der Säuger größer ist,

Dies läßt sich verstehen, wenn man bedenkt, daß er eben außer ventralen Vaguselementen jetzt auch den Glossopharyngenskern (dessen Speichelkern ausgenommen) enthält. Auch ist die quergestreifte Vagusmuskulatur (Larynx), welche vom ventralen *X-Kern* innerviert wird, bei den Säugern außerdem viel größer als bei den Vögeln.

Der Nucleus ambiguus der niedern Säuger ragt manchmal über das Niveau der Vorderpole des dorsalen Vaguskernes hinaus, wie nach der Tatsache zu erwarten ist, daß er auch den IX-Kern enthält. Der vordere Abschnitt ist außerdem bedeutend dicker als der hintere Teil des Nucleus ambiguus und namentlich kompakter.

Kaudalwärts, namentlich im letzten Drittel des Nucleus ambiguus, wird dieser bei den Säugern sogar so lückenhaft, daß mancher Schnitt keine oder nur eine oder zwei Ganglienzellen davon enthält.

Fig. 275. Ventraler Vaguskern und Hypoglossuskern bei Echidna.

Die Elemente des letzten Drittels dieses Kernes können nach KOSAKAS Untersuchungen bei dem Hunde wieder in zwei Gruppen eingeteilt werden, von denen die dorsalere dem Kern der Larynxmuskulatur (mit Ausnahme des Cricothyroideus), die ventrale dem Herzkern entspricht. — Das mittlere Drittel des Nucl. ambiguus soll nach demselben Autor (dessen Untersuchungen hauptsächlich auf Hunde-Experimenten beruhen) die Muskeln des Velum palatinum bewegen, während der vorderste Teil, wie gesagt, die Glossopharyngeusmuskeln, d.h. die Pharynxmuskeln und den daraus hervorgehenden M. cricothyrioideus, dann auch den obern (quergestreiften) Teil der Oesophagusmuskulatur innerviert.

Ich möchte hierbei bemerken, daß wir noch nicht mit Sicherheit sagen können, ob die Gaumensegelnerven den Hirnstamm im Glossopharyngeus oder in der Vaguswurzel verlassen und man also auch nicht sicher weiß, ob der entsprechende Kernteil als IX oder als X aufgefaßt werden muß. Die peripheren Anastomosen sprechen mehr für den Glossopharyngeus, das Kernstück mehr für den Vagus.

Vergleicht man die vom dorsalen Kern innervierten Muskel mit den vom ventralen Kern innervierten, dann kann man das Resultat so ausdrücken, daß der dorsale Kern nur glatte, der ventrale Kern quergestreifte Musku-

latur innerviert (bekanntlich hat auch die Herzmuskulatur eine Querstreifung).

Der Satz, der obere Kern sei der sympathische Vaguskern, ist richtig, wenn man damit nur nicht meint, daß der untere gänz und gar nicht sympathisch wäre, denn er enthält den inhibitorischen Kern des Herzens, dessen Nervensystem zum sympathischen gehört.

Zutreffend ist aber die Definition, daß bei den Säugern diejenigen Bestandteile der hintern viszeralen Säule (es gilt nämlich auch für den Accessorius) sich ventrolateral verlagern, welche quergestreifte Muskulatur (einschließlich der Herzmuskulatur) innervieren.

Die Frage drängt sich auf, was ist die Ursache dieser Verlagerung?

Die Ursache muß, nach Analogie der andern Kernverlagerungen in Oblongata und Mittelhirn, zweifellos auf dem Gebiete der Neurobiotaxis gesucht werden.

Fangen wir an mit der Frage, weshalb der dorsale Kern liegen bleibt.

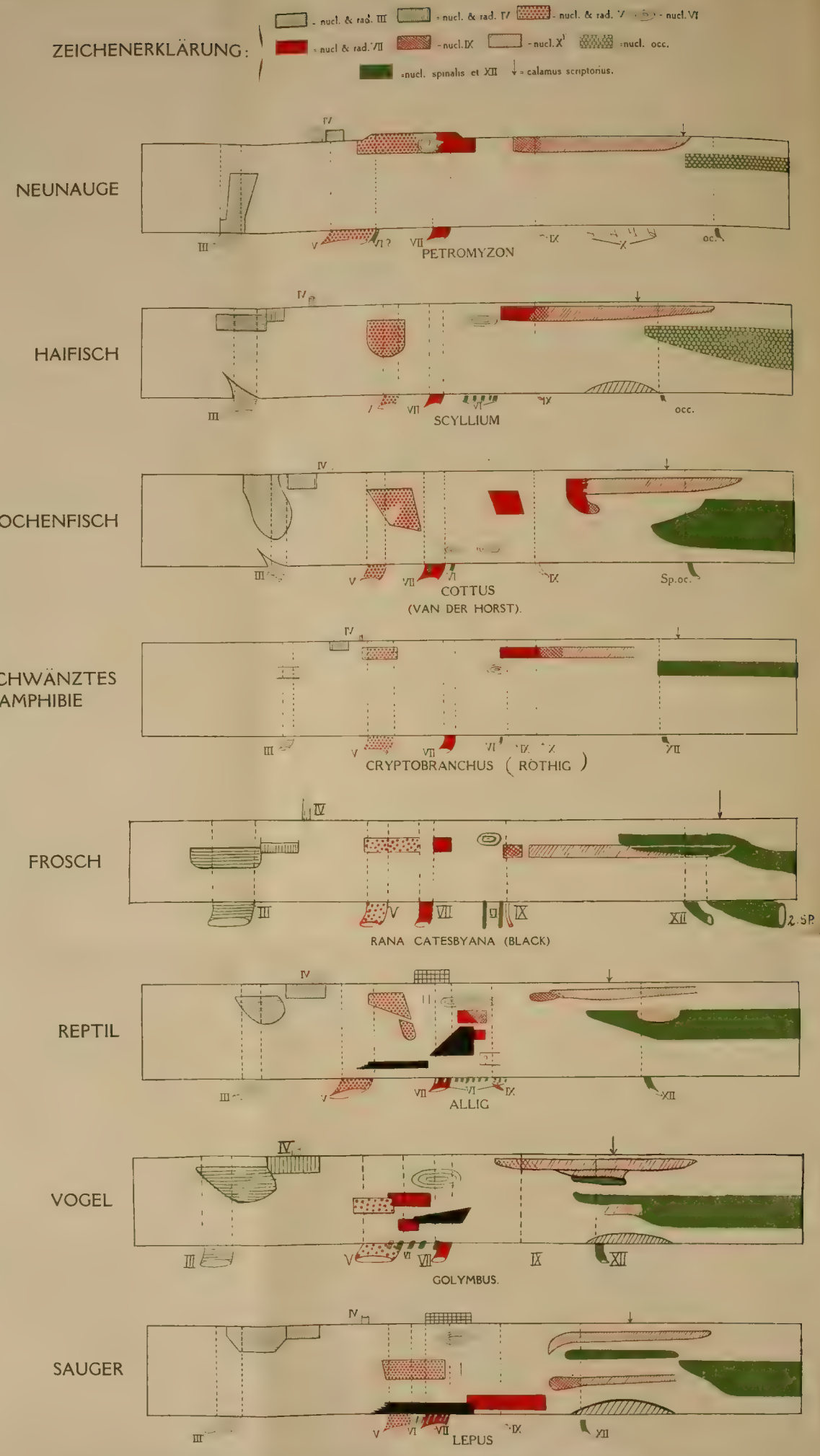
Das sympathische Nervensystem reagiert, wie bekannt, hauptsächlich auf Reflexe. — Abgesehen von den Axonenreflexen, welche sich in den postganglionären Neuronen dieses Systems abspielen, sind die einfachsten Reflexe diejenigen, welche von einer sensiblen Wurzel auf motorische Kerne übergehen, mittels eines kleinzelligen Schaltneurons (s. Kap. VI), dessen Körper und Dendriten in den sensiblen Kernen liegen und dessen Neurit um die motorischen Zelle herum endet. Diese Art der Reizübertragung spielt in dem sympathischen Nervensystem eine große Rolle.

Denn ebenso wie die Sensibilitätszentren der Eingeweide kaum sekundäre Bahnen zu höhern Hirnzentren aussenden, ebenso wenig stehen auch ihre motorische Elemente unter dem Einflusse der höhern bewußten Zentren. Die Mehrheit der dem dorsalen motorischen X-Kern zugeführten Reize entstammt seinem eigenen sensiblen Kern.

Diese Tatsache erklärt also die Lage der motorischen Eingeweidezentren in der direkten Nähe der sensiblen Zentren dieser Teile, eine Lage, die sie bereits bei den niedersten Vertebraten einnahmen und unverändert beibehalten.

Im Gegensatz zu diesen Zentren sehen wir diejenigen der gestreiften Muskulatur allmählich in der Phylogenese ihren ursprünglichen Platz verlassen und in ventrolateraler Richtung wandern. — Der erste Teil der nach der Peripherie verlagert wird, ist der hintere Abschnitt des ventralen X-Kernes, dessen Verlagerung bereits bei den Reptilien anfängt (Herzkern?). Bei den Vögeln sehen wir dann, wie dabei noch ein Teil des Vaguskernes eine kleine Verlagerung erfährt, um den Nucleus intermedius mit aufzubauen, obschon erst bei den Säugern der Larynxkern zu einem ventralen Vaguskern geworden ist. Schließlich kommt bei den Säugern der Glossopharyngeus auch ventral und schließt sich dem, ihm funktionell verwandten ventralen Vaguskern an.

Bezüglich der letztgenannten Kerne sei zuerst betont, daß ihre Wan-



Tafel II. Vergleichende Topographie der motorischen Wurzeln und Kerne. Somato-motorische Elemente sind grün, viszero-motorische rot markiert. (Oliva superior schwarz, Oliva inferior schwarz gestreift).
Der Trochlearis ist in diesen Diagrammen noch als somato-motorischer Nerv aufgefaszt und dessen Kern und Wurzel deshalb grün arziert. Wahrscheinlich (vergl. S. 454) ist er ein Branchialnervderivat und muszte also rot markiert sein.

1) Der dorsale Vaguskern enthält bei den Fischen auch den Accessoriuskern, falls dieser vorkommt. Bei den anderen Tieren ist der Accessoriuskern nicht in den Diagrammen angegeben (vergl. hierzu den Text). Bezw. den als IX Kern bezeichneten Abschnitt der dorsalen Vagussäule bei Alligator s. S. 494. Der ventrale Vaguskern bei Lepus dehnt sich etwas mehr nach hinten aus als in dem Diagramm angegeben ist.

Verlag: De Erven F. Bohn, Haarlem.

derung mit einer Vergrößerung oder feinern Differenzierung der ihnen zugehörigen Muskeln verbunden ist.

Das gilt an erster Stelle für die Larynxmuskulatur. — Einen total ventral gelagerten Larynxkern findet man nur bei Säugern. Nur bei Säugern ist auch die Larynxmuskulatur so bedeutend differenziert und ausgebildet, nicht bei Vögeln und Reptilien, viel weniger bei Amphibien. Abgesehen von den Vögeln (über deren spezielle Einrichtung ich S. 502 gesprochen habe) kommt erhebliche Lautproduktion auch nur bei Säugern vor.

Und dasselbe gilt für die Muskeln des Glossopharyngeus: die Muskulatur von Pharynx, Cricothyroideus und Velum palatinum, welche auch nur oder doch hauptsächlich bei Säugern zu bedeutender Entwicklung gelangt.

Aus dem Vorhergehenden geht deutlich hervor, daß zentrale Veränderungen und periphere Differenzierungen miteinander parallel gehen, gerade wie das beim Hypoglossuskern und der Hypoglossusmuskulatur der Fall war, und wie wir es bei dem Facialiskern und dessen Muskeln wiederfinden werden.

Die Frage ist nun, kennen wir für den *ventralen* Kern des X- und IX- die zuführenden Reflex-oder höheren Bahnen genügend, um anzugeben, welche speziellen Reize diese Verlagerung der Kerne hervorrufen und in welchem Zusammenhang diese mit der Weiterentwicklung der genannten Muskelsysteme stehen?

Aus der großen Analogie der Lage des ventralen IX- und X-Kernes, welche tatsächlich kontinuell sind, muß man schließen, daß die Bahnen, welche ihre Verlagerung bewirken, eine topographische Übereinstimmung aufweisen.

Der wichtigste Reflexreiz der Pharynx- und Larynxmuskulatur ist nun wohl die Tastempfindung der entsprechenden Teile der Mund-Rachenhöhle und des Kehlkopfes. Davon sind uns außer der bei der Besprechung der Hypoglossusbahnen erwähnten „Via central del V-, VII- y X-" andere Reflexbahnen des V, IX und X bekannt, welche aus dem Grau der deszendierenden Trigeminuswurzel entstehen und, größtenteils gekreuzt, ihre Kollateralen in den Ambiguuskern senden. Die ventralere Lage dieser Reflexbahn ist in völliger Übereinstimmung mit der ventralen Lage des Nucleus ambiguus.

Kurz gefaßt, wenn wir die Verbindungen ins Auge fassen, finden wir, daß diese tatsächlich der Hauptsache nach dem ventro-lateralen Oblongatagebiet, namentlich dem Trigeminus entstammen.

Sie unterscheiden sich darin von den Reflexbahnen des Hypoglossuskernes, daß letztere nur die kurzen dorsalen Neuronen enthalten, die mehr den Geschmackszentren des VII—IX-Kernes als den Tastzentren des V- und IX-Nerven entstammen. Der Unterschied in der Ortsbestimmung des dorsalen X-Kernes und des XII-Kernes einerseits und des Nucleus ambiguus andererseits wäre somit hauptsächlich in dem verschiedenen Verlauf der Geschmacks- und Taktilitätsbahnen zu suchen, von denen die erstern einen dorsalern Platz in der Oblongata beibehalten als die letztern.

Wären wir also auch imstande, die ventrale Lage der quergestreiften Velum-, Pharynx- und Larynxkerne im Lichte ihrer Reflexbahnen besser zu verstehen, so bleibt uns vorläufig doch die ventrale Lage des Herzkernes bei den Säugern ein Rätsel.

Nach den rezenten Untersuchungen KOSAKA's ist der Herzkern in dem distalsten Drittel des Nucleus ambiguus und zwar in dessen ventralstem Teil zu finden. Dieser Abschnitt verlagerte sich bereits bei den Vögeln.

Es ist wunderbar, daß von den sympathisch innervierten Muskeln das Herz der einzige ist, dessen Kern sich ventral verlagert. Ob das mit Wärmeregulierungsbahnen zusammenhängt, die bekanntlich ventrolateral in den EDINGERschen Fasern lokalisiert sind und möglicherweise in der Homoiothermie der Vögel und Säuger eine Rolle spielen? Ich verzichte hier auf einen Versuch zur Erklärung und möchte nur betonen, daß von einer mechanischen Verlagerung dieses Kernteiles ebenso wenig die Rede sein kann wie bei den übrigen Teilen des Ambiguus.

Jetzt noch einige Angaben über den Bau des Nucleus ambiguus.

Zunächst sei erwähnt dasz der Kern bei allen Säugern vorn dicker und kompakter ist als hinten, wo er unregelmäßig in Umfang und lückenhaft wird.

Auch liegt der Kern vorn meistens etwas ventraler als hinten, sodaß sein vorderer Teil bei einigen Tieren ganz den Eindruck machen kann als wäre es eine direkte Forsetzung des Facialiskernes.

Nur bei den Primaten ist der Kern etwas anders gebaut. Nachdem der Kern dort frontal etwas dicker geworden ist, verschmälert er sich wieder und biegt anstatt nach unten, nach oben um, wie es auch von MARBURG und JACOBSOHN beschreiben worden ist. Der ventrale und dorsale Kern nähern sich also (Fig. 285). Was die Ursache der dorsalen Umbiegung der vordern Spitze ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Die vordere Spitze ist in Fig. 285 (Homo) einheitlich gezeichnet. Tatsächlich endet sie in lockeren Gruppen.

Es ist ganz auffallend, daß die Wurzelfasern des Nucl. ambiguus nicht den kürzesten Weg zu ihrer Austrittstelle nehmen, sondern erst nach oben etwa bis zu der Stelle ziehen, wo der dorsale motorische Vaguskern liegt und dann rückläufig zur Peripherie treten.

Dieser Umweg beweist, daß die ventralen Vaguszellen von oben nach unten gewandert sind, wobei ihre Achsencylinder sich dementsprechend verlängern.

Während also — wie wir bereits bei den Vögeln sahen — die Mehrheit der motorischen Trigeminuswurzelfasern bei höhern Tieren ihre altherkömmliche Verlaufsrichtung aufgegeben haben und den kürzesten Weg, direkt zur Peripherie nehmen, ist dies bei den Vagusfasern nicht der Fall.

Vielleicht ist dies der Tatsache zuzuschreiben, daß der ganze Prozeß der Verlagerung des Trigeminuskernes viel älterer und mehr ausgereift ist, vielleicht auch einer Fixierung der Vagus-Wurzelfasern, wie es (durch die DEITERSbahn und den Abducenskern) auch bei den Facialis-

Wurzelfasern vorkommt, deren Kniebildung eine allen Anatomen seit jeher auffallende Erscheinung ist, welche erst in letzter Zeit durch die Auffindung der neurobiotaktischen Verlagerungen dieses Kernes erklärt ist.

Die Verlagerungen, teilweise durch neurobiotaktische, teilweise durch mechanische Einflüsse, des *Facialis*kernes der Säugetiere sind sehr interessant.

Ich werde mich in der Darstellung seiner Verhältnisse, in den einzelnen Ordnungen dieser Klasse kurz fassen.

Der Facialiskern der Monotremen weist ein ganz anderes Verhalten auf als bei den übrigen Säugern.

Fig. 276. Dorsaler Facialiskern (rechts) und ventraler Facialiskern (rechts und links) bei Echidna.

Sowohl bei Echidna (Fig. 276) als bei Ornithorhynchus (KÖLLIKER) kommen zwei Facialiskerne vor: ein größerer, der sich von einer kleinen Distanz vor der IX-Wurzel bis weit über das frontale Niveau der VII-Wurzel ausdehnt, etwa in der Mitte des Oblongata-Diameters gelegen.

Der andere ist ein kleiner Zellhaufen, der sich oberhalb der vordern Spitze des großen VII-Kernes befindet, sich etwas mehr frontalwärts ausdehnend als dieser. Im ventrolateralen Diameter der Oblongata zeigen diese Facialiskerne eine Topographie, die durch die noch nicht ganz ventral verschobene Lage des Kernes sich als bedeutend primitiver erweist als der Kern bei den übrigen Säugern.

Auch durch seine große frontale Ausdehnung unterscheidet sich der Facialiskern dieser Tiere von dem der übrigen Säuger.

Die Frage läßt sich stellen, ob wir in dem frontalen Abschnitt eine frontale Verlagerung oder eine frontale Ausdehnung infolge Vergrößerung des Kernes zu sehen haben. Da der kaudale Pol des Kernes dieselbe Lage einnimmt wie bei Didelphys (vergl. die Diagramme), handelt es sich offenbar um eine Vergrößerung, wie nicht befremdend ist.

Wir wissen, daß die *Facialismuskulatur*, welche bei Reptilien (und Vögeln) noch eine sehr einfache ist, sich bei den Säugern zu einem ganz besondern System ausbildet. Die größte Veränderung findet in dem zirkulären Muskelsystem statt, welches die Reptilien (Fig 277) als Sphincter Colli erworben haben. Dessen oberflächliche Schicht bildet bei den Säugern das Platysma, welches teilweise in der Halsregion, teilweise am Kopf gefunden wird als Musc. subcutanecus Faciei. Hiervon differenzieren sich weiter der M. orbicularis Oculi, der M. quadratus Labii inferioris und der M. mentalis. Andere Teile der VII-Muskulatur verbinden sich bei den Säugern mit der Ohrmuschel und mit der Nase. Auch die tiefere Schicht der Sphinktermuskulatur geht weitere Differenzierungen und Ausbreitungen ein, ebenfalls in Verbindung tretend mit dem Mund, den Obicularis Oris, den Triangularis und Buccinator bildend.

Hieraus geht aufs deutlichste hervor, daß die ansehnlichen Verbindungen mit dem Antlitz, welche dem Nerven den Namen eines *Facialis* verschafften, erst bei den Säugern zustande kommen.

Diese Muskeln sind von großer Bedeutung für die Nahrungsaufnahme (Lippenmuskeln, und Buccinator) und von noch größerer Bedeutung für die Sinnesorgane (Ringmuskeln des Auges, Nasenflügelmuskeln, und Muskeln des äußeren und innern Ohres: Stapedius).

Diese Differenzierungen, die namentlich wichtig sind, um die eigentümliche Lage des Facialiskernes bei den Säugern oberhalb der Monotremen zu beleuchten, sind bei den Monotremen noch nicht alle vorhanden, aber der Mangel an feinerer Differenzierung jener Muskulatur bei Echidna steht in großem Kontrast zu ihrer enormen Ausdehnung bei diesem Tiere.

Während einige Teile sich bis zum Mund (Buccinator), Auge und Ohr ausdehnen, erstreckt sich das Platysma hier so weit nach hinten, daß es die Skelettmuskeln der pektoralen Region teilweise bedeckt und sich mit der Muskulatur der vordern Gliedmaßen vermischt. Man nimmt an, daß dieser Partie eine besondere Rolle bei der Aufrechtstellung der Stacheln der vordern Körperhälfte zukommt, da ihre Muskelbündel sich bis an die Stacheln (Ruge) verfolgen lassen.

Mit dieser enormen Entwicklung der VII-Muskulatur bei Echidna steht der Umstand in völliger Übereinstimmung, daß der Kern des siebenten Nerven bei diesem Tiere einen Umfang angenommen hat, wie er sonst wohl nirgends vorkommt.

Der Facialis spielt hier eine große Rolle in der Verteidigung.

Die Reize, welche seine Reflexe auslösen, sind überwiegend Reize des *sensiblen* Trigeminus, der bei den Monotremen (Fig. 158) ganz enorm entwickelt ist und sich in großer Ausbreitung über die Kopf- und Nackenregion ausdehnt, sodaß die Facialismuskulaturregion von einer Haut bedeckt ist, welche dem Trigeminus angehört.

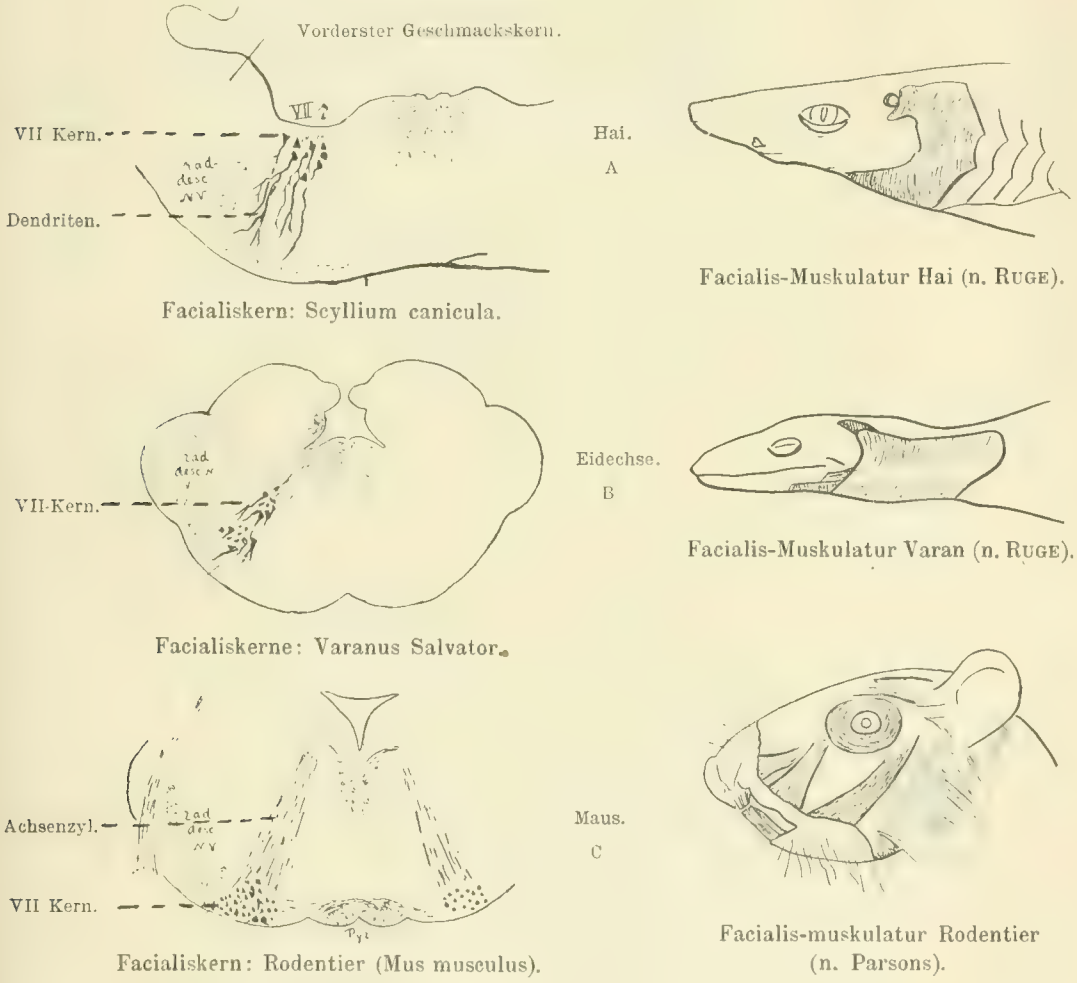


Fig. 277. Phylogenetisches Verhalten des Facialiskernes und der Facialis-Muskulatur.

Angesichts dieser Tatsache läßt es sich begreifen, daß, gerade wie bei den Vögeln der VII-Kern sich frontalwärts in das Reflexareal des Trigeminuskernes verlagerte, auch bei Echidna die Vergrößerung des Kernes in dieser Richtung stattfindet, sodaß er sich fast direkt dem kleinen motorischen Trigeminuskern anschließt, dessen Funktion er außerdem unterstützt, ja übernimmt, weil diese Tiere kaum kauen, sondern die Nahrung (meistens Würmer) zu sich nehmen, indem sie sie in der engen Mundspalte

aufsaugen, wobei dem vom Facialis innervierten Buccinator eine erhebliche Rolle zukommen dürfte.

Wir finden somit die Größe und Lage des VII-Kernes dieses Tieres in auffallendem Einklang mit der Größe und Funktion seiner Muskulatur. Wie diese Funktionen sich über die beiden (den kleinen dorsalen und den großen ventraleren Kern) verteilen, ist uns vorläufig unbekannt.

Was den Facialis-Kern der übrigen Säuger anbelangt, so stimmen diese alle darin überein, daß er dort eine Lage (Fig. 277—79) kaudal von seinem Wurzeleintritt einnimmt. Nur bei Anthropomorphen und Menschen fallen, durch die kaudale Verlagerung des VII-Wurzeleintrittes (infolge des Wachstums der Brücke), Wurzeleintritt und Kern etwa auf dasselbe Niveau (Fig. 285).

Die kaudale Lage des VII-Kernes fand sich schon bei vielen niederen Tieren.

Wir finden hierin also ein Erbteil unserer Vorfahren.

Insofern muß diese Lage erläutert werden, als man anzugeben hat, weshalb sie bei den Säugern, im Gegensatz zu den Vögeln, bliebt.

Diese Erklärung ist eine leichte, wenn wir daran denken, welche Faktoren die kaudale Verlagerung ursprünglich hervorgerufen haben und sehen, daß diese Faktoren bei den Vögeln fast verloren gegangen sind, aber bei den Säugern fortbestehen: die Entwicklung eines großen Geschmackskernes auf einem Niveau weit hinter dem VII-Wurzeleintritt.

Denn genau wie bei Reptilien und Fischen die sensible Facialiswurzel rückwärts läuft, um erst auf dem Niveau des IX. Wurzeleintrittes zu enden, wo sie mit den Geschmacksfasern des letztern den Geschmackskern bildet, ist dies auch bei den Säugern der Fall.

Wir finden schon bei Säugetierembryonen die Anlage des motorischen VII-Kernes kaudal von seinem Wurzeleintritt, sei es auch in dorsaler Lage (His).

Später wird diese dorsale Lage aufgegeben und wandert der Kern ganz ventralwärts, während nur ein kleiner Teil seiner Zellen, worüber ich später (S. 537) mehr sagen werde, weiter in dorsaler Lage verharrt.

Der Hauptkern, welcher der Antlitz- (und Stapedius-)Muskulatur entspricht, wandert ventralwärts und lagert sich bei den niedern Säugern (Fig. 278—79) kaudal (und etwas medial) von der obern Olive.

Wo die Olive ein großes Wachstum aufweist, wird der Kern manchmal noch mehr nach hinten gedrückt, wie es namentlich bei Hund (Fig. 283), Katze und bei Phoca der Fall ist.

Bei noch höhern Säugern verlagert er sich allmählich, lateral von der Olive, wieder etwas frontalwärts. (Vergl. Fig. 285).

Daß der Facialiskern sich bei denjenigen Tieren, bei denen seine Muskulatur mit den Sinnesorganen (Augenlider, Nase, Ohr) in Verbindung getreten ist, ventral verlagert, kann uns nicht wundern, weil die Reflexbahnen dieser Sinnesorgane größtenteils ventral in der Oblongata liegen.

Die wichtigsten Reflexsysteme für die Facialismuskulatur sind der sensible Trigeminus (der auch seine Muskelsensibilität führen soll) und die Olive.

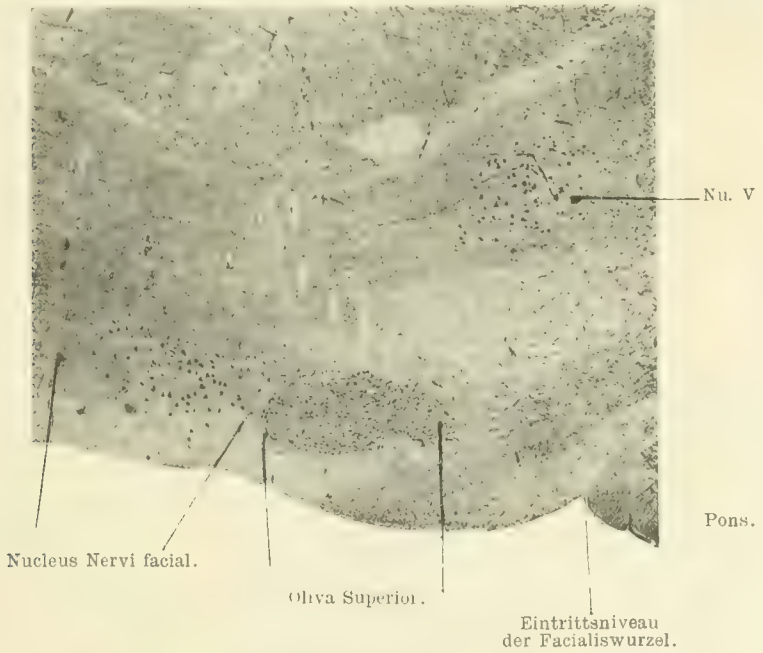


Fig. 278. Facialis- und Trigeminuskern bei Onychogale.

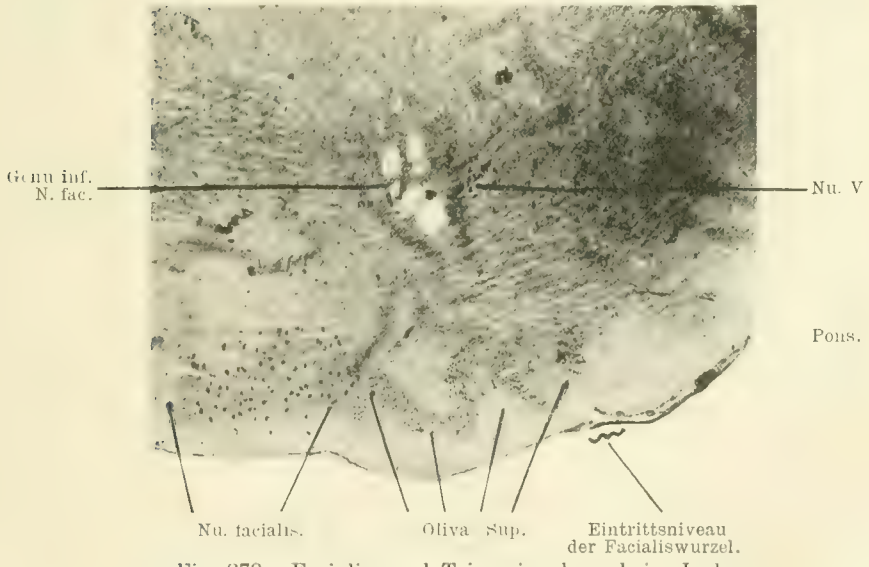


Fig. 279. Facialis- und Trigeminuskern beim Igel.

Der erste Trigeminusast, welcher die Augen-, Stirn- und Nasenhautregion innerviert (Fig. 159), verläuft in dem ventralsten Drittel dieser Wurzel.

Es ist klar, daß der wichtigste Reizübermittler der Kopfhaut zur Facialismuskulatur dieser erste Ast ist, der nahe am Boden der Oblongata verläuft.

Dabei hat CAJAL gefunden, daß auch die Olivenzellen eine Reihe von kurzen Reflexneuronen zu dem motorischen Facialiskern senden. Bei dem Einflusse des Hörens auf den Stapedius und die Orhmuschel (Pferde, Vesperugo, etc.) ist also auch Annäherung dieses Kernes zur oberen Olive zu erwarten (Fig. 278 und 279).

Es ist nicht auszuschließen, daß auch die Entwicklung der Facialispyramide auf die ventrale Lage dieses Kernes einen Einfluß ausübt. Immerhin ist es, namentlich nach den Untersuchungen von TOYOFUKU bewiesen, daß das Ausbleiben dieses Einflusses nicht genügt, die ventrale Verlagerung dieses Kernes zu hemmen, denn bei menschlichen Mißbildungen ohne Facialispyramide, aber mit gut erhaltener Olive und Trigeminus, war der Kern doch ventral gewandert. H. VOGT hat dagegen in zwei Fällen, wo sowohl die Pyramide nicht angelegt war als auch die übrigen reflektorischen Gebilde der Oblongata, nämlich die obere Olive, verkümmert waren, ein teilweises Ausbleiben der ventralen Verlagerung konstatieren können.

Daß übrigens der Einfluß der niedern Reflexsysteme ein bedeutend größerer ist, geht auch bereits aus der normalen Anatomie des Facialiskernes bei den höhern Säugern, nämlich bei den Anthropomorphen, Affen und dem Menschen hervor.

Wie bereits oben angegeben wurde, verlagert sich der Facialiskern bei den höchsten Tieren und dem Menschen von der hintern Seite der Olive zur lateralen. Durch diese Verlagerung entfernt er sich eben von den nahe der ventralen Mittellinie der Oblongata emporstrebend verlaufenden und schmiegt sich der deszendierenden Trigeminuswurzel näher an, zwischen welcher und der obern Olive er dann liegt. Dann schiebt er sich auch wieder weiter frontalwärts. Sowohl die ventrale als die laterale Verlagerung an der Stelle zwischen deszendierender V-Wurzel und der Olive, als auch die neue frontale Verschiebung sprechen alle für den überwiegenden neurobiotaktischen Einfluß der erstgenannten Reflexsysteme auf den Facialiskern.

In Hinsicht auf die Zellgruppierungen, welche der ventrale Facialiskern der Säugetiere bei den verschiedenen Ordnungen dieser Klasse aufweist, möchte ich auf die Untersuchungen hinweisen, welche YAGITA über den Ursprung der einzelnen Muskeln dieser Nerven innerhalb des Kernes angestellt hat, welche bekanntlich bereits von VAN GEHUCHTEN und von MARINESCO u. a. inauguriert waren.

YAGITA fand, daß der Kern mit Ausnahme seiner distalen und proximalen Pole eine deutliche Einteilung in eine dorsale und eine ventrale Abteilung aufweist. Nur beim Menschen ist die dorsale Abteilung die größere, bei den Tieren die ventrale. In seinem mittlern Abschnitt weist der Kern noch eine intermediäre Gruppe auf, die beim Menschen nur schwach entwickelt ist und beim Kaninchen mit der ventralen Abteilung verschmilzt. Die dorsale Abteilung entsendet den oberen Facialisast, die intermediäre die Ohrenäste und die untere Abteilung den unteren Facialisast.

Es ist namentlich klinisch wichtig, zu wissen, daß — wie YAGITA in Übereinstimmung mit den meisten übrigen Autoren gefunden hat — der obere Facialisast aus dem dorsolateralen (Hund) bezw. aus dem dorsalen Abschnitt (Kaninchen) entsteht.

Die Äste, welche die äußern Ohrmuskeln innervieren, entspringen beim Hunde aus dem lateralen Abschnitt der intermediären Abteilung, beim Kaninchen mit großer Wahrscheinlichkeit aus der medialen Ventralgruppe. Eine Lokalisation für den Musc. stapedius erwähnt er nicht. Er fand aber, daß bei Ausreißung der VII-Wurzel aus dem Foramen stylomastoideum die vordere Spitze des VII-Kernes keine Degeneration aufwies. Dies kann auf einem Intaktbleiben des Stapediusastes beruhen.

Beim Hunde bildet die ventrale Kernabteilung das Zentrum des untern Facialisastes, in dem Sinne, daß der mediale Teil davon den N. subcutaneus Colli superior abgibt, während die mittlere und laterale Ventralgruppe zum Mundfacialis in Beziehung steht.

Noch bleiben *zwei dorsale Zellgruppen* zu erwähnen: eine *vordere* und eine *hintere*.

Der dorsale VII-Kern von Phoca, Phocaena und Mensch (Fig. 280) hat in Bezug auf den übrigen VII-Kern eine ähnliche Lage wie der dorsale VII-Kern von Echidna, d. h. er liegt auf dem vordern Niveau des Kernes und wurde deshalb früher von Pacetti und andern als ein ventral gebliebener Rest des Abducenskernes betrachtet, was durch sein Erhaltenbleiben bei Abducenswurzel-Degeneration (v. Valkenburg) als unrichtig bewiesen ist.

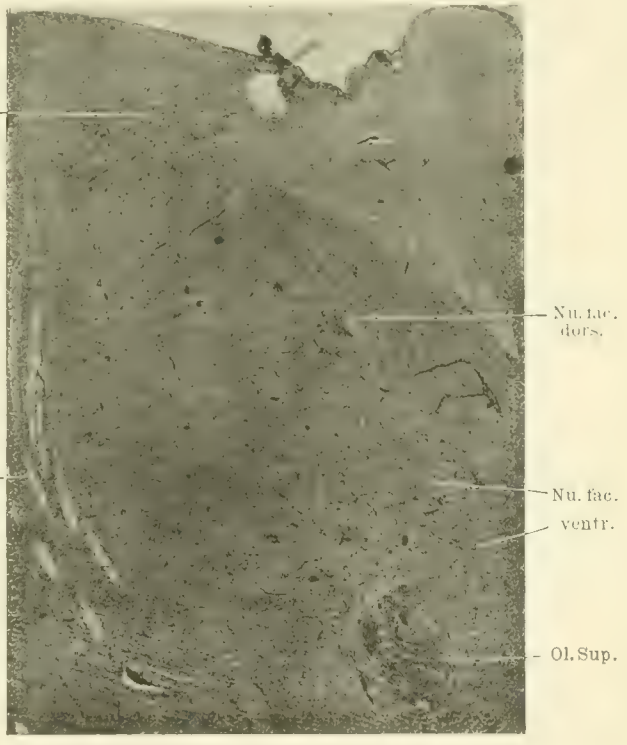


Fig. 280. Dorsaler und ventraler Facialiskern beim Menschen.

Die Entwicklung dieses dorsalen VII-Kernes des Menschen wurde von Van Valkenburg bei verschiedenen menschlichen Fötussen verfolgt.

Seine Lage läßt uns vermuten, daß er ähnlich, wie die gleich zu erwähnende kaudaleren dorsalen Facialis-Kernreste (s. u.) eine sympathische Funktion hat.

Die frontale Lage dieses Kernteiles spricht nicht dafür, daß wir hierin

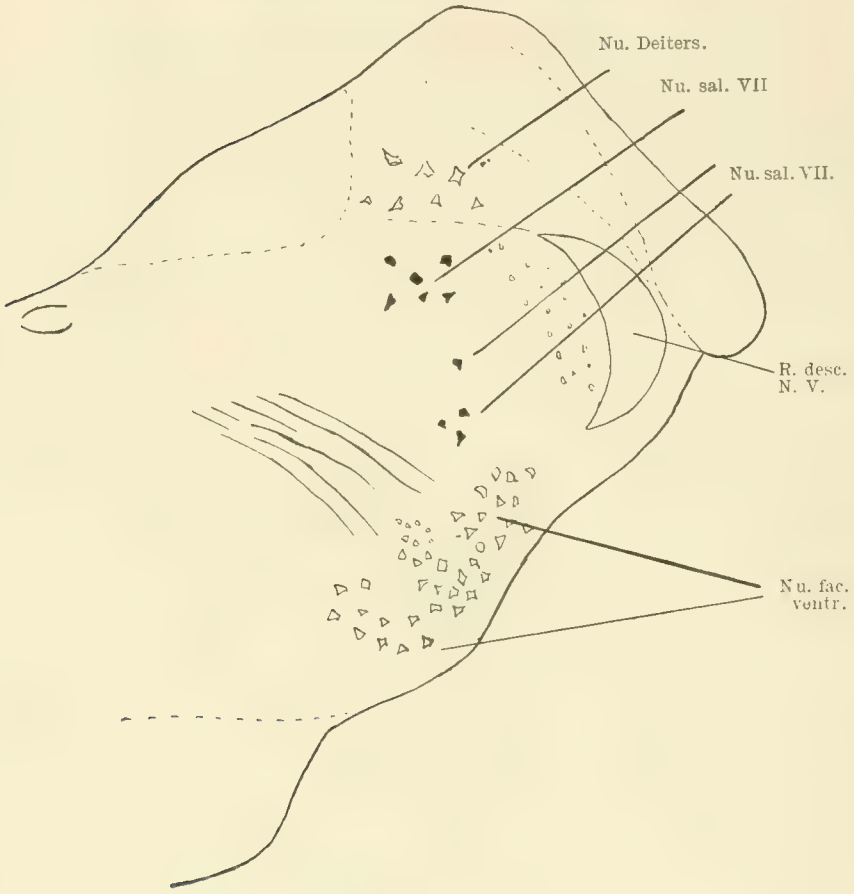


Fig. 281. Facialis-Speichelzentrum beim Hunde, n. YAGITA und HAYAMA.

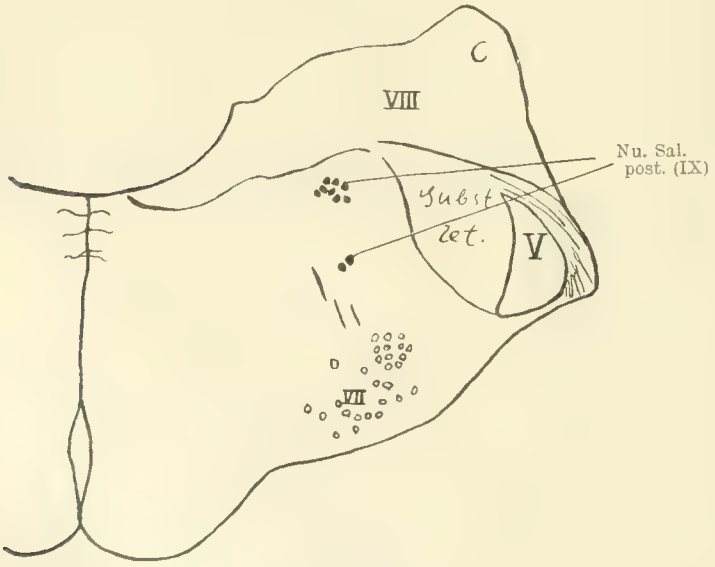


Fig. 282. Glossopharyngeus-Speichelzentrum beim Hunde, n. YAGITA

ein Speichselsekretionszentrum sehen müssen, weil das Geschmackszentrum viel kaudaler liegt. YAGITA hat aber neuerdings nachweisen können, daß die in ihm entstehenden zentrifugalen Fasern im Ganglion spheno-palatinum enden (durch den N. petros. sup. maj.), sodaß seine Funktion jedenfalls zusammenhängt mit einer der Funktionen dieses sympathischen Ganglions (Fig. 100 Sph. p.), wahrscheinlich mit sympathischen Gaumensegelästen.

Von den kaudalen dorsalen Facialiszellen des Hundes haben wir durch die eingehenden Untersuchungen desselben Forschers und HAYAMA mehr Sicherheit. Die Verbindungen, welche dieser Kern aufweist, sprechen sehr stark für den neurobiotaktischen Einfluß der Reize auf ihre Lage (Fig. 281).

Diese Autoren haben nämlich gezeigt, daß der motorische Kern desjenigen Facialisteiles, welcher die speichselsekretorischen Fasern der Chorda Tympani (Gl. submaxillaris und Gl. sublingualis) enthält, nicht in dem ventralen Facialiskern gelegen ist [1]), sondern in dieser Gruppe von dorsaler liegenden Zellen, die größtenteils in der Nähe des sensiblen Facialiskernes, teilweise an der deszendierenden V-Wurzel entlang gelegen sind.

Es ist nicht befremdend, daß diese hauptsächlich durch sensible Sympathicusfasern reflectorisch beeinflußten Nervenzellen die ursprüngliche mehr dorsale Lage in der Nähe der sensiblen Kerne beibehalten. Die Auswanderung einiger dieser Zellen an dem Grau der deszendierenden V-Wurzel entlang stimmt mit den Gesetzen der Neurobiotaxis überein, d. h. mit der Tatsache, daß die obern zwei Drittel der deszendierenden Trigeminuswurzel die Mund- und Kieferäste dieses Nerven führen und oft von sekundären Geschmacksneuronen begleitet werden. (Fig. 228).

Das primitive Verhalten des Facialis-Speichelzentrums in der Nähe des sensiblen Geschmackszentrums zeigt eine noch größere Ähnlichkeit mit dem primitiven Verhalten des Facialiskernes, weil nach den Untersuchungen der genannten Autoren bei Säugern das VII-Speichelzentrum fost *eine* Gruppe mit dem Glossopharyngeusspeichelzentrum (N. tympanicus: Gl. parotis) darstellt. Dessen Zellen bilden (Fig. 282) die kaudale Fortsetzung des VII-Speichelzentrums und dehnen sich nach hinten bis auf das transversale Niveau der vordern Ambiguusspitze aus, wie es in dem Diagramm von Canis angegeben ist (Fig. 283).

Schließlich möchte ich hier dem Verlauf und namentlich der Austrittstelle der VII-Wurzel einige Worte widmen. Daß der eigentümliche knieförmige Verlauf der Facialiswurzel der phylogenetischen und ontogenetischen Verlagerung ihres Kernes entspricht, ist ohne weiteres klar. — Dabei dient der Abducenskern, der in seinem vordern Knie liegt, manchmal als Fixierpunkt, nicht als Ursache des Knies, wie leicht dadurch bewiesen werden kann, daß das vordere Knie der VII-Wurzel sich auch dort findet, wo der VI-Kern ventral liegt (Teleostier), oder fehlt (Talpa) Bei manchen niedern

[1]) Dies ging schon aus zwei klinischen Beobachtungen KOSTER's hervor. Arch. f. klin. Med. Bnd. 48.

Tieren wird das vordere Knie nicht von dem VI-Kern, sondern von den Fibrae arcuatae dorsales des Octavusgebietes fixiert und bei Talpa (wo der Abducenskern ganz fehlt) besteht das Knie auch (und zwar an derselben Stelle) und wird fixiert vom Deitersbündel.

Es gibt noch eine Knickung der Facialiswurzel, die im Gegensatz zu dem dorsal liegenden Knie als Genu inferius s. ventrale zu bezeichnen wäre.

Dieses Genu inferius (Fig. 287) kommt nur bei Tieren vor, welche einen großen Trigeminuskern haben und bei denen überdies der Facialiswurzelaustritt (durch starke Entwicklung des Corpus trapezoides) nach *vorn* gedrängt ist. Der V-Kern oder die ihn direkt umgebenden retikulären

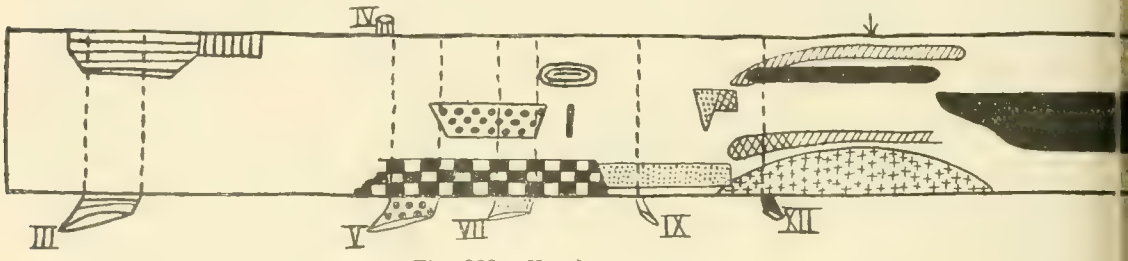


Fig. 283. Hund.

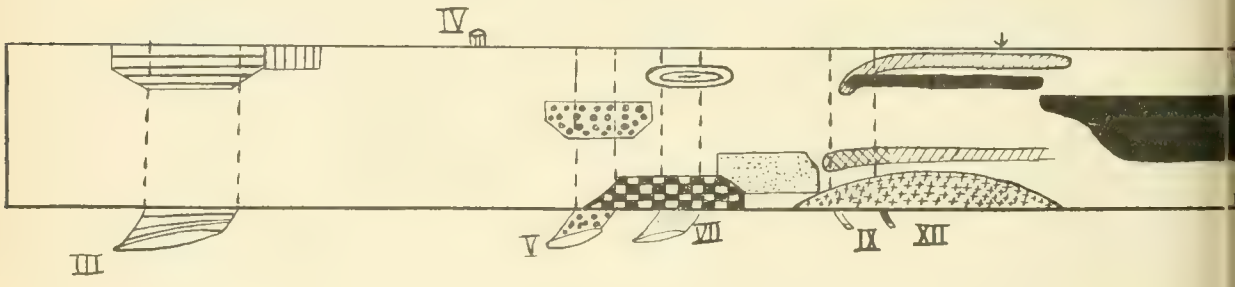


Fig. 284. Niederer Affe (Oedipomidas).

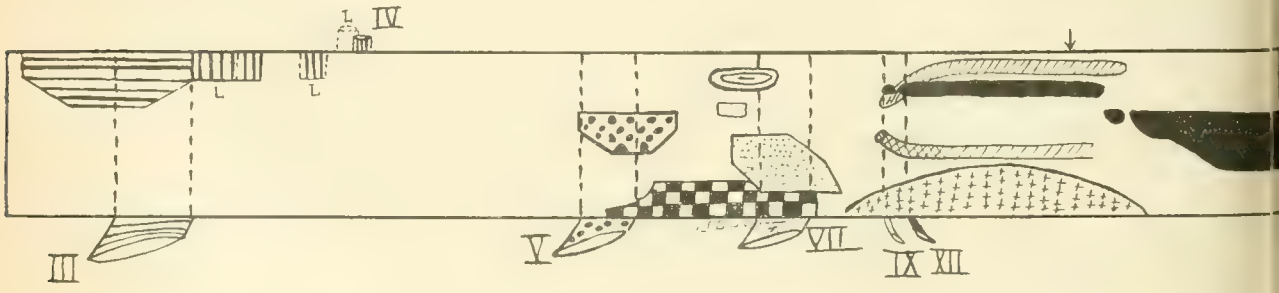


Fig. 285. Mensch.

Diagrammatische Darstellung des topographischen Verhaltens der motorischen Wurzelnund Kerne beim Hunde, Affen und Menschen (mit einem Nu. IV posterior). Der ventrale X Kern dehnt sich etwas weiter nach hinten aus als hier angegeben ist.

Zellen üben dann einen kaudalen Druck auf die VII-Wurzel, etwa in der Mitte ihres austretenden Schenkels, aus. Dieses Knie ist namentlich bei Katze und Hund, aber auch beim Pferde sehr deutlich.

Die hintere Grenze der hierdurch entstehenden kaudalen Konvexität der Wurzel ist in Fig. 283 durch einen dicken vertikalen Strich, etwa in der Mitte der Oblongata, hinter dem Niveau des VII-Wurzeleintrittes, angegeben. Man sieht deutlich, daß diese Linie beim des Hunde weit kaudal vom Facialiswurzeleintrittsniveau liegt.

Bei den anthropomorphen Affen und dem Menschen drängt die kaudale Vergrößerung der Brücke den VII-Wurzelaustritt kandalwärts (vergleiche die Diagramme von Hund und Mensch: Fig. 283, 285 und S. 546), und verschwindet das Genu inferius.

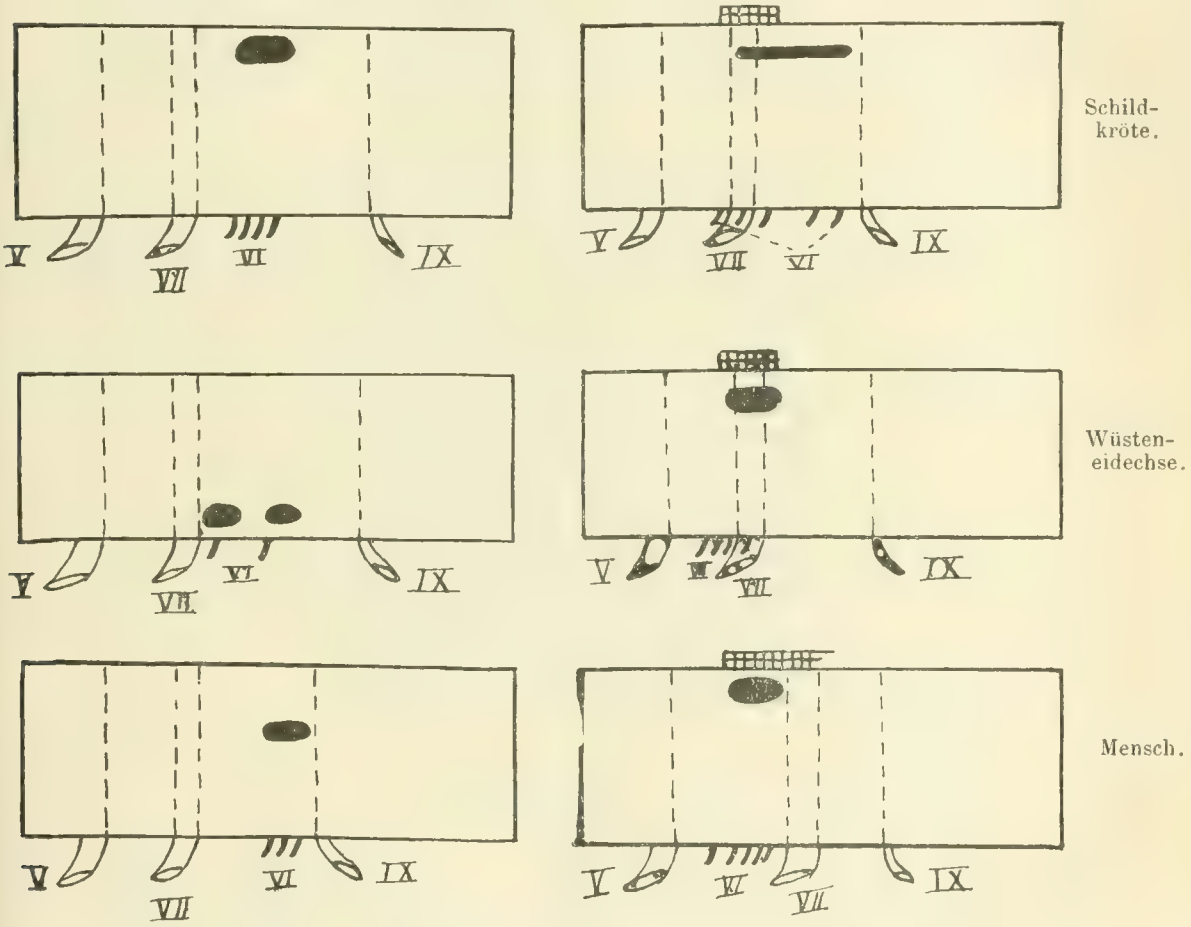


Fig. 286. Topographisches Verhalten des Abducens Kernes und dessen Wurzelbündel, in Bezug auf den Trigeminus-, Facialis- und Glossopharyngeus-Wurzelaustritt in der Reihe der Wirbeltiere.

Bezüglich des *Abducenskernes* der Säugetiere kann ich mich kurz fassen, da dieser Kern seine Hauptveränderungen bereits unterhalb der Klasse der Mammalier aufweist (Fig. 286).

Wir haben gesehen, daß der Kern bei den Zyklostomen in der einheitlichen Zellsäule des V- und VII-Kernes und bei den Haien zwischen VII- und IX-Wurzel in einer dorsalen Ebene liegt, während er bei Knochen-

fischen in zwei ventralen Gruppen vorkommt, von denen die vordere auf einem etwas frontaleren Niveau gelegen ist.

Dann haben wir gefunden, daß der Kern beim Frosch wieder eine ähnliche Lage hat wie bei den Haien, d. h. daß er weit *hinter* dem VII-Wurzeleintritt bleibt, zwischen dessen Niveau und demjenigen der IX-Wurzel. Bei den Reptilien findet dann die Weiterentwicklung statt, welche zu dem Typus der höhern Tiere führt und sich darin offenbart, daß der VI-Kern bei *Alligator* und *Schildkröte* bereits eine Ausdehnung nach vorn erlangt, sodaß er sich bis zu dem Niveau der VII-Wurzel erstreckt. Immerhin bleibt sein kaudaler Abschnitt hier noch nahe dem Niveau der IX-Wurzel (Fig. 286).

Gleichzeitig mit dieser Verlagerung der frontalen Spitze des VI-Kernes nach vorwärts sieht man einen Teil seiner Wurzeln eine mehr frontale Lage einnehmen.

Bei Schlangen und Eidechsen geht dieser Prozeß weiter, während bei der Boa der Kaudalpol des Kernes sich auch frontal verlagert und sich weit vom IX entfernt. Bei den Eidechsen liegt der ganze Kern mehr frontal, etwa mit seinem Zentrum auf dem VII-Wurzelniveau. Bei diesen Tieren haben sich auch die Wurzeln sich noch weiter frontal verlagert, und ist der Abducens tatsächlich der 6. Nerv geworden, d. h. er tritt ganz frontal von der VII-Wurzel aus.

Ähnliche Zustände fanden wir bei den Vögeln.

Daß bei den ausgewachsenen Säugern der VI auch wirklich etwas frontal vom VII-Austritt und sein Kern in ähnlicher frontaler Lage vorkommt wie bei Eidechsen und Vögeln, brauche ich nicht zu betonen. Er hat eben der Säugeranatomie seinen Namen als 6. Nerv zu danken.

Einige ontogenetische Tatsachen will ich hier anführen zum Beweise dafür, daß der interressante Prozeß der Wanderung, welchen der Kern während der Phylogenese aufweist, sich ontogenetisch bei Säugern wiederholt.

Bei Embryonen findet man die frontale Verschiebung wieder, wie von STREETER dargelegt ist.

Bei menschlichen und tierischen Embryonen kann man in einem jungen Stadium (Mensch von 10 mm) auf dem Boden des 4. Ventrikels eine Einteilung durch Grübchen wahrnemen, die anscheinend eine neuromere Bedeutung haben.

Nennt man mit STREETER diese Grübchen *a*, *b*, *c*, *d*, *e* und *f*, dann entsprechen die Grübchen *a* und *b* dem V, *c* dem VII, *d* dem VI, *e* dem IX und *f* dem X Nerven.

Bei jungen Embryonen findet man den VI-Kern und Wurzel also unter dem Grübchen *d*, ja sogar wohl einmal teilweise unter dem Grübchen *e* (IX). Dies entspricht einer Lage hinter dem VII (c), ja sogar teilweise auf dem IX-Niveau, wie ich es phylogenetisch bei niedern Tieren fand.

Bei fortschreitender Entwicklung aber verschiebt sich der Abducenskern frontalwärts und gelangt er auf das Niveau der VII Wurzel, deren Kern gerade umgekehrt, nämlich kaudalwärts (zu gleicher Zeit ventrolateralwärts) wandert. Auch die Wahrnehmungen BREMERS's und ELZE's sind interessant in dieser Hinsicht, weil diese Untersucher fanden, daß bei jungen Embryonen der Abducens nicht selten eine Reihe von Würzelchen und eine entsprechende kaudalwärts gerichtete Verlängerung seines Ursprungskernes bis zur Region des 5 Neuromers des

Rhombenzephalon zeigt. Dies sind öfters aberrante Würzelchen, die ihre Endstelle, den Muskel, nicht erreichen, sondern sich in dem lockern Mesenchym verlieren.

Dies will also besagen, daß ebenso wie der Kern sich kaudaler anlegt, auch kaudaler angelegte Würzelchen vorkommen, wie man es entsprechend der Phylogenie erwarten konnte und wie es auch von CARPENTER und BELOGOLOWY für die Vögel gezeigt wurde.

Man findet somit in der Ontogenie Wiederholungen der in meiner phylogenetischen Darstellung gegebenen Erscheinungen.

Nur bei wenigen Säugern (Carnivoren und Phocaena) findet man den Abducenskern noch medial neben dem zentralen Längsbundel (Fig. 287).

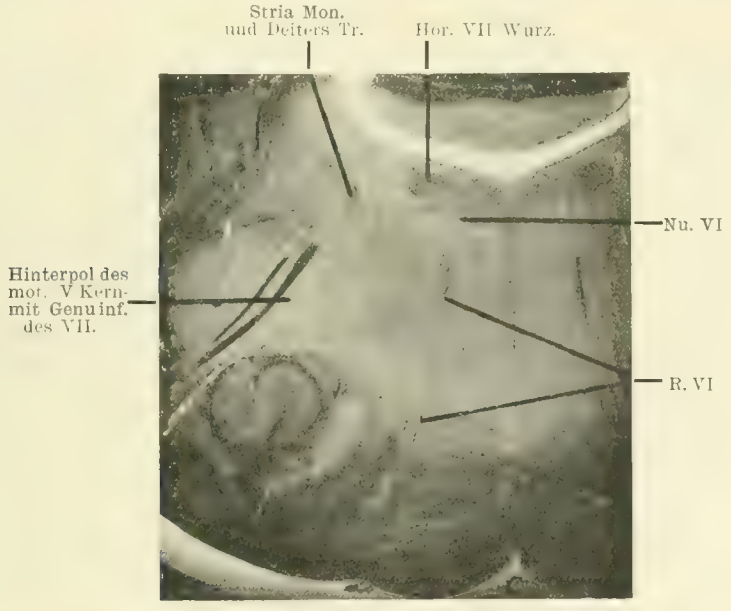


Fig. 287. Lage des Abducenskernes bei der Katze, neben dem Fasc. long. centr. unter der horizontalen Facialiswurzel.

Meistens unterscheidet sich der VI-Kern der Säugetiere insofern von dem der Vögel, daß seine Zellen nicht mehr so dicht neben dem zentralen Längsbündel liegen, sondern mehr dorsolateralwärts wandern.

Die Zellen liegen demzufolge nicht mehr *unter* dem horizontalen Schenkel der VII-Wurzel, sondern zu einem nicht geringen Teil *lateral* oder sogar *dorsolateral* davon, viel näher dem Ventrikelboden, wie es namentlich Kaninchen, Pferd und Mensch zeigen (Fig. 288 und 280). Diese Verlagerung findet auch ihren Ausdruck in einer latero-dorsalen Bucht, welche die VI-Wurzel dort macht.

Die latero-dorsale Verlagerung des Abducenskernes bei manchen Säugern weist auf die innigeren Verbindungen, welche sich bei diesen Tieren

mit dem gleichseitigen Deiterskern und dem Nucleus triangularis oder principalis Vestibuli bilden.

Fuse (1912) hat angegeben, daß der VI-Kern in einen Ventrikelboden- und einen Retikularisteil getrennt werden kann. Der erstgenannte Teil, der mehr dorsolateral, neben dem Facialis-Knie liegt, enthält hauptsächlich Zellen von gemischter Größe. Der zweite Teil aber, der Hauptkern, enthält große Zellen.

Es zeigen sich nun Modifikationen in diesem Komplex, in dem Sinne, daß sich z. B. bei Hund und Katze die großen Hauptzellen fast nur unterhalb des VII-Knies in dem Retikularteil finden, doch bei Kaninchen, Ziege und Macacus in dem Ventrikelbodenteil, lateral vom VII-Knie.

Die kleinen und mittelgroßen Zellen, welche von Fuse zum Abducens- Kern gerechnet werden, geben aber nach seinen eigenen Experimenten keine Abducens-

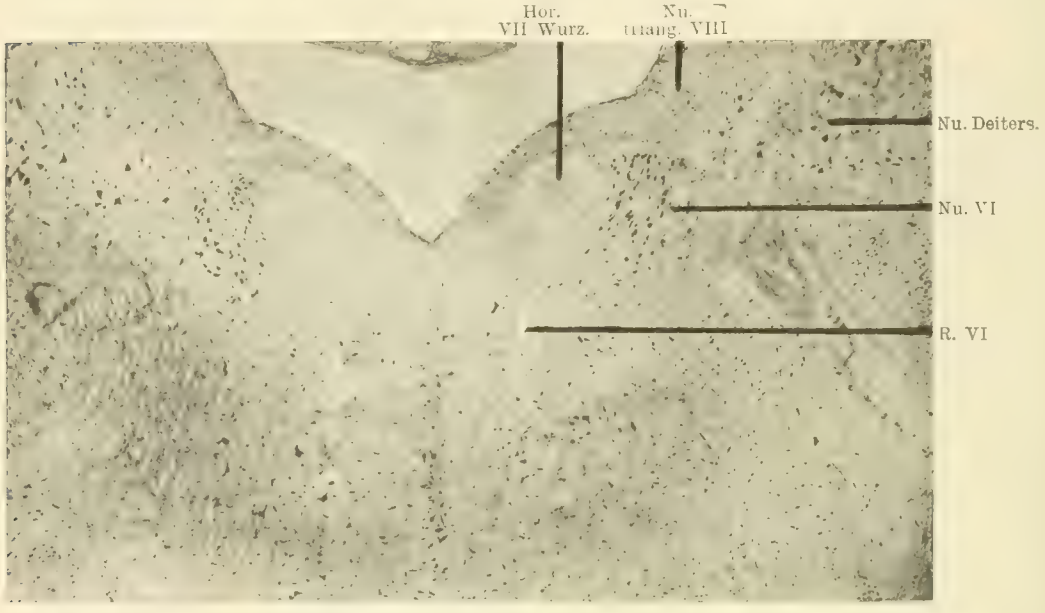


Fig. 288. Lage des Abducenskernes des Kaninchens neben der horiz. VII Wurzel von dem Fasc. long. post. entfernt in der Richtung des Nu. Deiters und des Nu. triangularis Vestibularis.

wurzeln ab, ja der genannte Ventrikelbodenteil kommt sogar bei dem Maulwurf vor, „dem", wie Fuse selber betont, „der Nervus abducens vollständig fehlt". — Seine Angabe läuft also darauf hinaus, daß der wirkliche Abducenswurzelkern (sein Hauptkern) bei Hund und Katze mehr unter dem VII liegt in der Substantia reticularis dorsalis, neben dem Längsbündel, daß er aber bei Kaninchen, Ziege und Macacus (also ein Rodentier, ein Ungulat und ein Primat) zu einem nicht geringen Teil lateral vom VII-Knie liege, wie von mir bereits 1910 erwähnt wurde.

Daß tatsächlich die kleinen und die mittelgroßen Zellen des Abducenskernes nicht Wurzelzellen sind, dafür sprechen auch Wurzeldurchschneidungsversuche.

Übrigens geht man m. E. zu weit, wenn man die Elemente, welche keine wirklichen Wurzelelemente sind, als Abducenskern erwähnt und so dem Maulwurf einen Abducens-Kern zuschreibt.

Daß sich vielen Kernen der Oblongata während der Phylogenese kleinere

Elemente aus der Umgebung hinzugesellen, habe ich bereits betont (auch bei den retikulären großzelligen Kernen der Oblongata ist es der Fall, VAN HOEVELL; vergl. auch S. 519).

Der *Trigeminuskern* der verschiedenen Säuger bietet keine *prinzipiellen* Unterschiede bei den verschiedenen Repräsentanten dieser Klasse.

Bei fast allen Säugern, namentlich aber bei den höheren, unterscheidet sich der V-Kern von demjenigen der Vögel und demjenigen der Reptilien durch einen viel größern Gehalt an kleinen und mittelgroßen Zellen, welche den Kern umgeben und in ihn hinein zerstreut liegen. Namentlich an dem Hinterpole des Kernes ist dieser Zusatz von nicht als Wurzelzellen zu betrachtenden Elementen sehr groß.

Bei Monotremen, wo der Kern vielleicht etwas dorsaler liegt, ist er nur klein, in Übereinstimmung mit der von GEGENBAUR erwähnten Tatsache, daß das Muskelsystem des V hier noch wenig entwickelt ist, nämlich der M. masseter und der M. temporalis. Bekanntlich hat Echidna auch keine Zähne und kaut sie ihre Nahrung nicht.

Die größte Ausdehnung erreicht der Kern bei den Karnivoren, nämlich bei Phoca und Canis; aber auch beim Pferde, ist der Kern sehr stark entwickelt (Fig. 289 A).

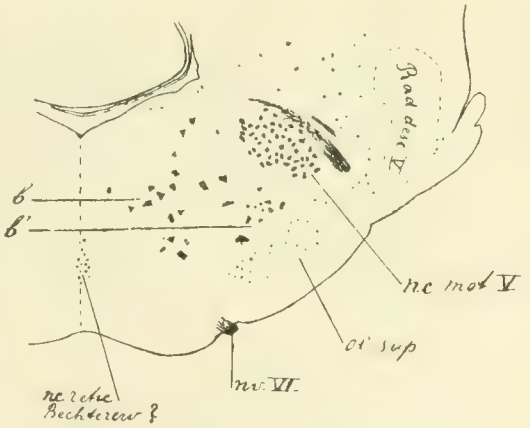


Fig. 289 A. Trigeminus Kern des Pferdes, nach v. HOEVELL.

Frontal- oder kaudalwärts verschiebt sich der Kern nicht erheblich bei den Säugern. Nur bei Echidna liegt er frontaler, was zweifellos eine Folge der enormen frontalen Ausdehnung der sensiblen V-Wurzel ist, welche seine Lage bestimmt. Namentlich der obere und mittlere Teil dieser Wurzel, welcher die Kiefer- und Mundsensibilität beherrscht, hat auf seine Topographie Einfluß (vergl. Fig. 289 B).

Daß der Kern nicht ganz auf dem Niveau des frontalen sensiblen V-Kernes liegt, sondern frontalwärts darüber hinausragt, hängt vielleicht damit zusammen, daß er so viele Axonen (also Reize) von der mesenzephalischen V-Wurzel empfängt (WILLEMS; S. 343).

Bei einigen Säugern (Fig. 289 B) zeigen sich in direkter Nähe des Nucleus masticatorius die Zellen der sensiblen mesenzephalen Quintuswurzel, durch ihre Birnform gekennzeichnet (siehe das Kapitel über die Branchialnerven, S. 342).

Der *motorische Wurzeleintritt*, ursprünglich ziemlich frontal, wird bei höhern Tieren durch das Wachstum der Brücke rückwärts verlagert, sodaß der motorische V-Wurzelaustritt sich mehr und mehr dem VII-Wurzelaus-

tritt nähert. Dies geht aber nur bis zu einer gewissen Grenze, wo die Wurzel anfängt, eben durch die Brücke hindurch auszutreten.

Etwa von diesem Stadium an wird dann die VII-Wurzel durch den weiter kaudalwärts sich ausdehnenden hintern Brückenrand nach hinten gedrängt, wie ich oben bei der Besprechung dieses Nerven erwähnt habe. Infolgedessen wird die Distanz zwischen V- und VII-Wurzelaustritt bei den Primaten wieder recht groß.

Die Ontogenie des V-Kernes, welche von VAN VALKENBURG beim Menschen studiert wurde, zeigt interessante Anklänge an die Phylogenie.

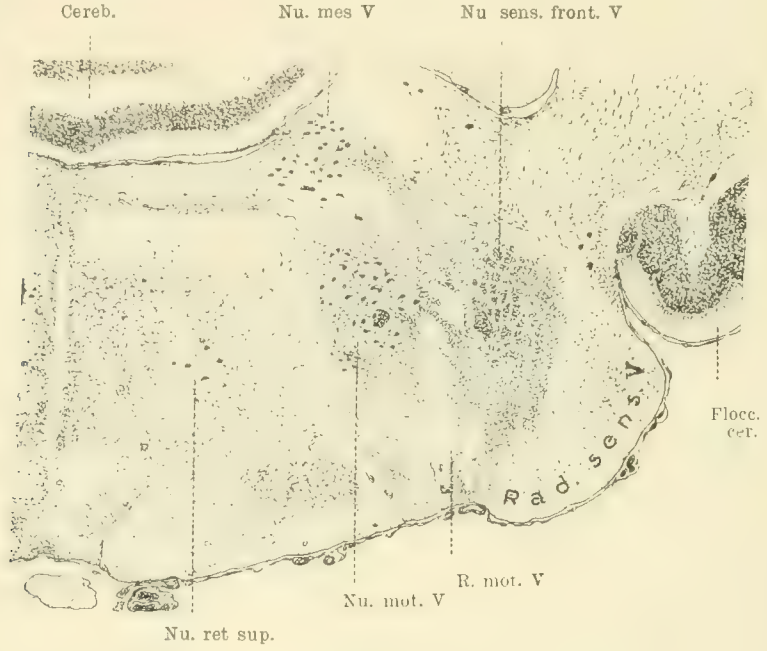


Fig. 289 B. Der mesenzephale, der frontale sensible und der motorische Trigeminuskern beim Kaninchen.

Gerade so, wie der Kern phylogenetisch dorsal entsteht, entsteht er auch ontogenetisch dorsal und verlagert er sich erst allmählich in ventrolateraler Richtung. Interessant ist dabei, daß die hintern Zellen zuerst ventralwärts wanderen, während die vordern bei Säugerembryonen noch eine Zeitlang einen dorsaleren Platz beibehalten.

Interessant ist auch der Befund VAN VALKENBURG's, der bei einem menschlichen Fötus hinter der Hauptmasse des Trigeminuskernes einen kleinern davon getrennten Kern fand, der sich später wieder mit dem Hauptkern vereinigte. Wir finden, wie ich bei den Fischen und Reptilien (Alligator) betont habe, auch dort nicht selten eine Absplitterung des hintern Abschnittes. Dort ist es derjenige Teil des Kernes, welcher zuerst die ventrale Wanderung anfängt. Ob der Isolierung des erwähnten Nucleus trigemini posterior VAN VALKENBURG's eine ähnliche Bedeutung zukommt, ist vorläufig nicht entschieden.

Die *vordern Augenmuskelkerne* der Säuger haben manche gemeinsame Kennzeichen.

Der *Trochleariskern* der Säuger liegt unterhalb des Ventrikels auf dem zentralen Längsbündel und seitlich davon, teilweise darin eingelagert.

Nur beim Pferd fand VERMEULEN, wie TSUCHIDA, eine ventrale Lage dieses Kernes (Fig. 291) in Bezug auf das Längsbündel.

Bezüglich der Anschmiegung von kleinern retikulären Elementen an den Trochleariskern, wie es in der Nähe des Hypoglossuskernes und beim Abducens- und Trigeminuskern so deutlich ist, sei erwähnt, daß diese Elemente auch hier reichlich vorhanden sind und vielleicht auch teilweise in dem Kern vorkommen.

Auch oberhalb des Kernes, neben der ventralen Spalte des Aquäduktes sammelt sich hier eine Anzahl kleinerer Höhlengrau-Elemente an, welche aber keine Verschmelzung mit dem Trochleariskern zeigen, mehr auf einer Distanz davon bleiben, wie es auch bei dem Hypoglossuskern vorkommt.

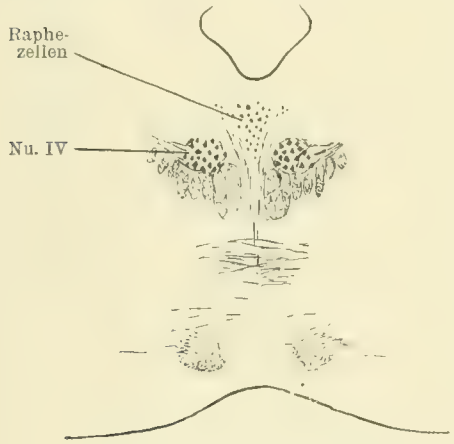


Fig. 290. Trochleariskern des Kaninchens.

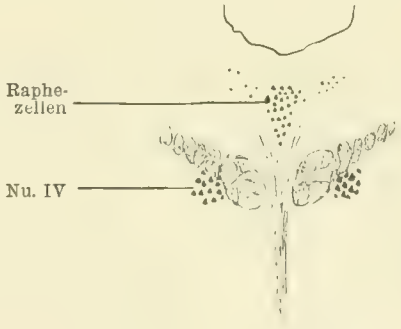


Fig. 291. Trochleariskern des Pferdes.

In dem Verhalten des Trochleariskernes zum Oculomotoriuskern, liegen drei verschiedene Zustände vor.

Eine deutliche Trennung beider Kerne (wie wir es bei manchen Reptilien fanden) kommt vor bei Echidna.

Nach VAN VALKENBURG liegt auch bei der Katze eine, aber sehr viel kleinere Lücke vor.

Eine zweite Art von Trennung der beiden Kerne kann darin bestehen, daß sie nur von einer mehr oder weniger gut ausgeprägten Marklamelle geschieden werden, ähnlich wie die verschiedenen Abteilungen des Oculomotoriuskernes der Vögel voneinander getrennt sein können. — Eine erhebliche Entfernung scheidet die Kerne dann nicht.

Die dritte Form des Verhältnisses zwischen IV- und III-Kern ist der direkte Übergang des einen in den andern und zwar immer so, daß der IV-Kern sicht in den dorsolateralen III-Kern fortsetzt.

Es ist sehr interessant, daß selbst beim Pferde, wo der IV-Kern ventral vom

Längsbündel liegt, und der dorsolaterale III-Kern seinen gewöhnlichen Platz oberhalb dieses Bündels bewahrt hat, der erstgenannte Kern doch in den dorsolateralen III-Kern übergeht, nicht in den ventromedialen Kern. Die verbindenden Zellen liegen dort im Längsbündel, in schräger ventrodorsaler Richtung, in einigen spärlichen Reihen.

Eine merkwürdige Eigentümlichkeit in dem Aufbau dieses Kernes wurde von TSUCHIDA beim Menschen endeckt, und von VAN VALKENBURG und mir bestätigt: die Spaltung des Trochleariskernes (Fig. 296) in eine größere frontale Gruppe und eine kleinere hintere Gruppe. In dem Diagramm habe ich einen solchen Fall gezeichnet.

Daß die Erscheinung, welche von TSUCHIDA bei 20 %—30 % seines menschlichen Materials gefunden wurde, gewöhnlich einseitig vorkommt, ist bereits von diesem Autor betont. Auch VAN VALKENBURG fand es entweder nur an einer Seite oder wenigstens viel deutlicher an einer Seite. Eigentümlich ist, daß seinen 3 Fällen, wie auch in meinem Falle (Fig. 292) der Nucl. Trochlearis posterior stets links vorkam.

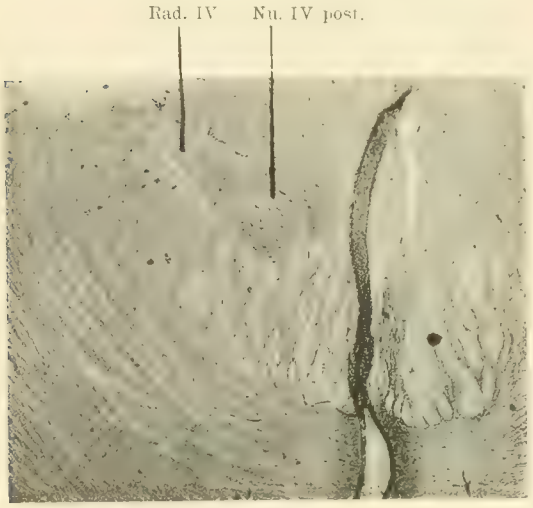


Fig. 292. Linksseitiger Nu. trochlearis posterior eines Menschen.

Wir haben in der Phylogenese gesehen, daß der Kern sich allmählich frontal verlagert und erst sekundär einen Anschluß an den Oculomotoriuskern erhält.

In Übereinstimmung mit dieser Phylogenese ist die Ontogenese des Trochleariskernes beim Menschen, wie wir ihn durch STREETER kennen. Bei einem menschlichen Embryo von 10 mm. fand dieser Autor eine bedeutende Lücke zwischen dem IV- und dem III-Kern, welche sogar bei einem Embryo von 8 cm. Länge noch nicht ganz ausgefüllt ist. Wir finden somit bezüglich des topographischen Verhaltens zwischen diesen Kernen in der menschlichen Ontogenese ähnliche Erscheinungen, wie sie von MESDAG und BOK für die Vögel gefunden wurden.

Es ist also wahrscheinlich daß wir in dem Nucleus Trochlearis posterior einen ontogenetischen Rückstand zu sehen haben.

Ich möchte hierzu nur noch bemerken, daß die große Distanz, welche bei fast allen Säugern zwischen Trochleariswurzeleintritt in dem Velum und der Lage des Kernes besteht, nicht ausschließlich der frontalen Wanderung, welche dieser Kern während der Phylogenese und der Ontogenese durchmacht, zugeschrieben werden muß. Wie ich schon anläßlich des Verhaltens

bei Submammaliern gesagt habe, spielen bei der Lagebestimmung dieser Austrittsstelle Einflüsse an der Peripherie des Gehirnes eine große Rolle, (wie z. B. die Lage des Velum anticum, der Corpora posteriora und des Zerebellums). Außerdem hat die vordere Isthmusregion bei den Primaten an Länge zugenommen.

Das Verhalten des *Oculomotoriuskernes* zum Trochleariskern habe ich beim letztgenannten Nerven besprochen.

Bevor ich auf die Topographie und Struktur des *Oculomotoriuskernes* der Säuger eingehe, will ich mitteilen, daß ich mich KÖLLIKER und OBERSTEINER anschließe, indem ich im Gegensatz zu PERLIA und TSUCHIDA den DARKSCHEWITSCH'schen Kern nicht zu den Oculomotoriuskernen rechne, weil es nachgewiesen ist, daß hieraus keine Wurzelfasern des III. Nerven entstehen und dieser Kern auch nicht als akzessorischer Oculomotoriuskern betrachtet werden darf, sondern als Kern des zentralen Längsbündels und der Commissura posterior (vergl. auch S. 512).

Die Unterschiede in dem III-Kern der verschiedenen Säuger liegen teilweise in der Differenzierung oder Größe seines ventromedialen und dorsolateralen Hauptkernes.

Teilweise sind es die akzessorischen Kerne, die kleinzelligen Elemente, welche die Unterschiede aufweisen.

Überblicken wir die Hauptunterschiede, welche die Entwicklung des Oculomotoriuskernes bei den Säugern ergibt, dann können wir sagen, daß die großzelligen Wurzelkerne bei allen Repräsentanten mehr oder weniger gut entwickelt vorhanden sind und im Prinzip dieselbe Lage aufweisen, wie beim Varan bereits der Fall war, d. h. daß die dorsaleren Zellen oft lateral verschoben sind, teils in dem, teils oberhalb des zentralen Längsbündels, und der ventrale Kern medialer liegt zwischen den Längsbündeln und der Raphe. Bei den Carnivoren sieht man die ventralen Kerne sich fast verschmelzen und einen Zentralkern (Perlia) bilden (der bei Submammaliern und niedern Mammaliern nicht vorkommt; s. Fig. 293, n. BROUWER).

Bei den höhern Affen und beim Menschen vergrößert dieser Zentralkern sich in frontaler Richtung und schiebt sich als Kern von PERLIA (schwarz in Fig. 293) zwischen die accessorischen Kerne von EDINGER-WESTPHAL (grau in Fig. 293) ein.

Da es sich gezeigt hat, daß in dem Zentralkern von PERLIA die Konvergenz lokalisiert ist und die EDINGER-WESTPHALschen Kerne wahrscheinlich mit der Akkomodation der Linse (innere Augenmuskeln) zu tun haben, ist dieser, wesentlich von BROUWER ermittelte, Entwicklungsgang des Oculomotoriuskernes bei den Primaten ein Ausdruck des Zusammenarbeitens von Konvergenz und Akkomodation beim (auch erst bei höhern Säugern sich entwickelnden) bilateralen Sehen.

Wir erblicken darin zugleich ein Beispiel von Kernverlagerung und -annäherung auf einen gemeinschaftlichen Reiz (Neurobiotaxis).

Was die accessorischen Kerne anbelangt, so läßt sich als Resultat ihrer Entwicklung sagen, daß sich bei den niedern Säugern eine geringere Zahl von kleinzelligen und mittelgroßen Elementen den Hauptkernen hinzugesellt als bei den höhern (bei Echidna findet man nur eine Andeutung von zugewanderten Elementen aus dem Höhlengrau, welche sich meistens

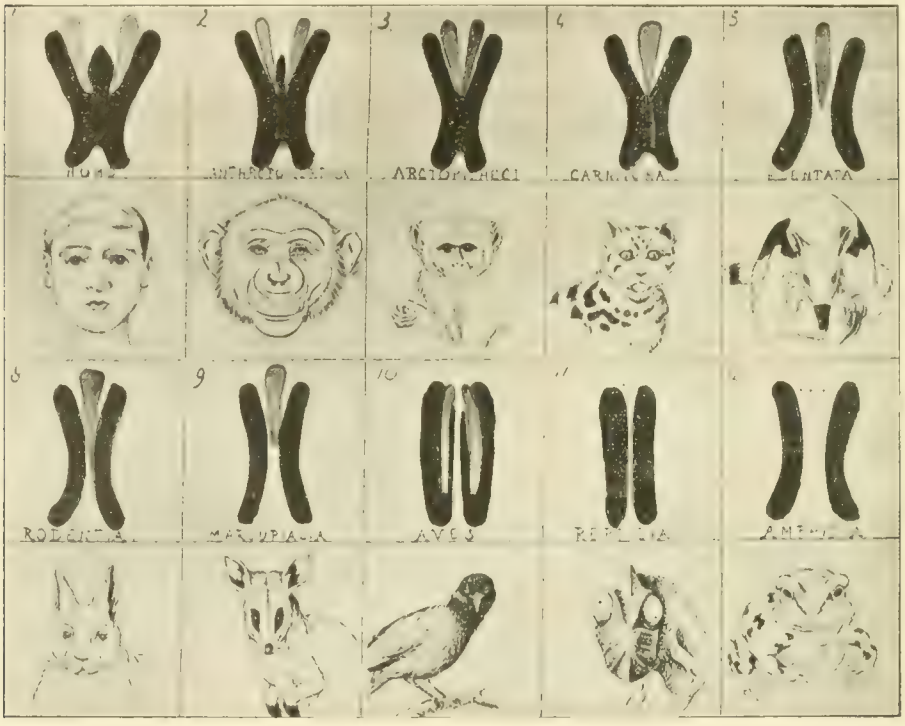


Fig. 293. Entwicklung des Nucleus Edinger-Westphal (Akkommodationskern: grau) und Verschmelzung der Konvergenzkerne (Nuclei recti interni) in der Raphe (Carniv. und Arctopitheci) zur Bildung des zentralen (Raphe) Kernes von Perlia, der bei den Anthropomorphen und bei Menschen nach vorne geschoben ist bis in das Niveau der Akkommodationskerne. Nach BROUWER.

in der oder oberhalb der Raphe lagern, namentlich im vorderen Abschnitt des Kernes. Ein ähnliches Verhalten findet man bei den Marsupialiern (Fig. 293: grau schattiert).

Bei den Ungulaten fangen die kleinzelligen Elemente an, sich dorsal in einer Weise zu ordnen, welche den Edinger-Westphal'schen Kern im frontalen Abschnitt des Kernes entspricht, aber unpaarig.

Bei den Rodentiern, Edentaten und Carnivoren ist Ähnliches der Fall, nur in einer etwas ausgesprocheneren Weise.

Erst bei den Affen findet man paarige accessorische Kerne, welche

schon von BERNHEIMER als Edinger-Westphal'sche Kerne betrachtet sind, dorsal vom Hauptkern.

Die Verhältnisse beim *Menschen* (Fig. 294 und 295) sind am meisten differenziert.

Die Hauptkerne, der dorsolaterale und der ventrale, sind besser differenziert als bei den niedern Säugern.

Auch hat der zentrale PERLIA-Kern einen größeren Fortsatz aus unregelmäßiger angeordneten Zellen in frontaler Richtung (Fig. 295).

Die Nebenkerne sind in gut umschriebener Weise vorhanden und zeigen eine größere Ausdehnung oder Verdoppelung.

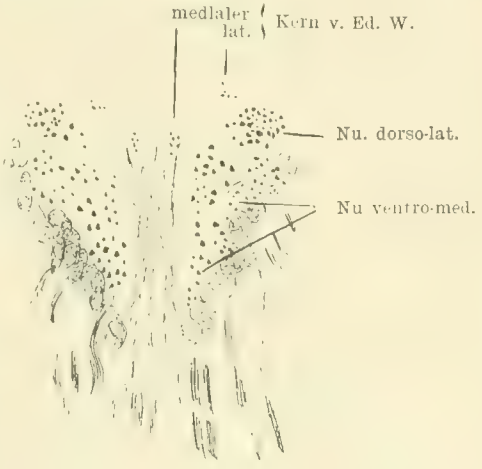


Fig. 294. Schnitt durch das mittlere Drittel des menschlichen Oculomotoriuskernes.

Der Edinger-Westphal'sche Kern kann sich in zwei Gruppen spalten. Frontal von den Hauptkernen des III liegt noch ein Nucl. medianus anterior, der in seinem Bau dem Edinger-Westphal'schen Kern ähnlich ist, und in meinen Präparaten damit verschmilzt.

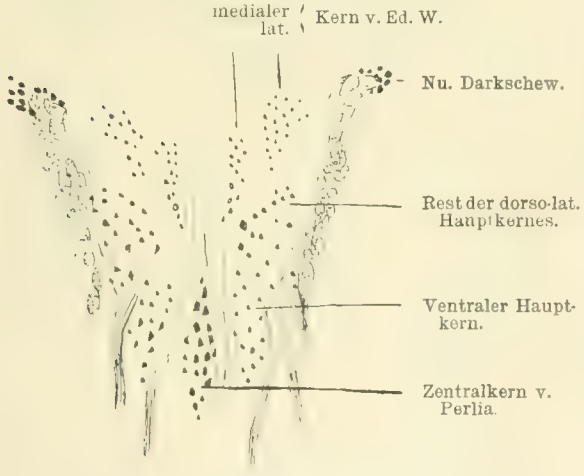


Fig. 295. Schnitt durch das vordere Drittel des menschlichen Oculomotoriuskernes.

Es ist ganz auffallend, wie viel Uebereinstimmung der Bau des Oculomotoriuskernes des Menschen aufweist mit dem des gleichnamigen Kernes der Vögel, der sich hauptsächlich von ihm unterscheidet durch den völligen Mangel eines Zentralkernes (von PERLIA).

Die phylogenetisch Entwicklung des Oculomotoriuskernes wiederholt sich beim Menschen ontogenetisch in vielen Hinsichten, wie aus den Untersuchungen TSUCHIDA's hervorgeht.

Von den Kerngruppen des Oculomotorius sind auch ontogenetisch diejenigen am spätesten da, welche sich phylogenetisch am spätesten differenzieren.

Während bei einem menschlichen Fötus der 4.—5. Monat die seit-

lichen Hauptkerne schon vorhanden sind, finden wir PERLIA's Zentralkern bei diesem Embryo noch nicht in typischer Weise differnziert. Der Kern von EDINGER-WESTPHAL läßt sich dort ebensowenig nachweisen (auch der vordere mediane Kern fehlt noch).

Bei einem Fötus von 7 Monaten treten die ersten Anfänge des Edinger-Westphal'schen Kernes auf, die sich dann bald weiter ausbilden und sich später in zwei Gruppen differenzieren. Der unpaarige Zentralkern Perlia's ist dann auch entwickelt (der kleinzellige Nucl. medianus anterior aber noch nicht).

Die Zellgruppen, welche nach der Meinung von TSUCHIDA und einigen andern, die sich mit diesem Thema beschäftigt haben, nicht als Wurzelgruppen in Betracht kommen, sind (abgesehen von dem Darkschewitsch'schen Kern, den man gar nicht zum III-Kern rechnen soll) hauptsächlich die Edinger-Westphal'schen Kerne (acc. III-K.: Fig. 296) und der Nu. medianus anterior; das sind also gerade die Kerne, von denen die Phylogenese, wie auch die Ontogenese (sowohl bei Vögeln als Säugern) beweist, daß sie sich erst später dem Hauptkern hinzugesellen.

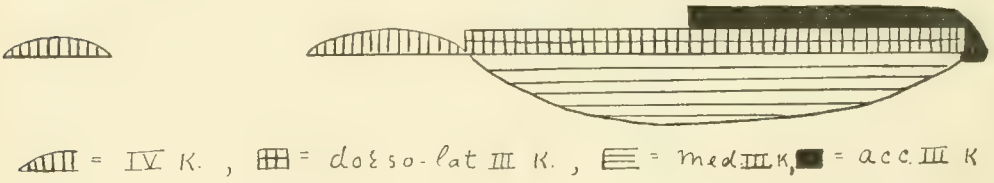


Fig. 296. Topographisches Verhalten der einzelnen Gruppen in dem Oculomotoriuskerne der Menschen und das Verhalten des Trochleariskernes in einem Falle von Nu. trochlearis posterior.

Sollte auch weiterhin ein Verband der Edinger-Westphal'schen Kerne mit Wurzelfasern in Abrede gestellt werden, dann wäre damit natürlich auch die Auffassung hinfällig, daß dieser Kern das Zentrum der glatten Augenmuskeln sei. Inzwischen ist von vielen Autoren aufrechterhalten (BERNHEIMER, SIEMERLING, BOEDEKER und BROUWER), daß der Edinger-Westphalsche Kern tatsächlich als Accommodations- und Iriskern betrachtet werden muß. Auch die Tatsache, daß der Zentralkern der Konvergenz sich bei den Primaten in dessen Richtung verlagert, spricht zu Gunsten dieser Deutung.

Vergleicht man schließlich das topographische Verhalten der einzelnen Kernabschnitte des Menschen (Fig. 296) mit demjenigen der Vögel (Fig. 263), dann fällt die Homologie der EDINGER-WESTPHALschen Kerne sofort auf. Bei den Vögeln aber ist es nicht zweifelhaft, daß der EDINGER-WESTPHALsche Kern Wurzelfasern entsendet.

Was den Ursprung der gekreuzten und ungekreuzten III-Wurzelfasern anbelangt, sei erwähnt, daß die Säuger durchschnittlich mehr gekreuzte III-Wurzelfasern aufweisen als die Nichtsäuger, und daß dieselben bei den

Mammaliern, im Gegensatz zu den Submammaliern, für einen großen Teil aus dem dorsolateralen Kern entstehen.

Die Muskeln, zu welchen die Axonen der einzelnen Abschnitte ziehen, sind angegeben in Fig. 297. Daraus ergibt sich, daß in dieser Hinsicht bei verschiedenen Autoren noch Kontroversen vorliegen. Am besten begründet ist zweifellos die Funktionsverteilung, wie sie auf Grund von vergleichend- anatomischen und klinischen Befunden von BROUWER angegeben ist.

Zum Schluß sei bemerkt, daß alle Augenmuskelnerven, sowohl der Abducens, wie auch der Trochlearis und der Oculomotorius auch sensible Fasern führen, wie von TOZER und SHERRINGTON nachgewiesen wurde. Nach Durchschneidung dieser Nerven gehen intramuskuläre sensible Endigungen und solche auf der tendinösen Grenze der Muskelfasern zugrunde und fällt der Tonus der betreffenden Muskeln. (Sowohl diese Nervenendigungen als der Tonus bleiben nach Durchschneidung des Trigeminus.)

Wie die zentrale Endigung dieser propriorezeptiven Fasern ist, ist bis jetzt unbekannt.

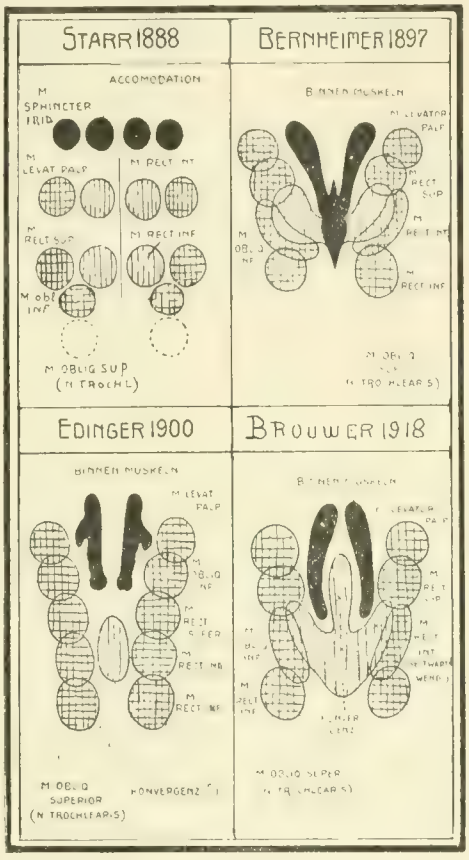


Fig. 297. Funktionsverteilung in den verschiedenen Abschnitten des Oculomotoriuskernes, nach STARR, BERNHEIMER, EDINGER und BROUWER.

Die akzessorischen Kerne von EDINGER-WESTPHAL sind schwarz, die Hauptkerne schraffiert angedeutet (die Kerne der beiden M.m. recti interni, aus denen der Zentralkern PERLIA's hervorgeht, sind längsschraffiert, die anderen Kerne sind karriert). Trochleariskern: weiß.

Übersicht über das motorische System der Oblongata und des Mittelhirns.

Die vergleichende Anatomie des effektorischen Systemes von Oblongata und Mittelhirn zeigt uns, daß die motorischen Kerne der spino-okzipitalen Nerven (resp. des Hypoglossus), sowie diejenigen des Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Facialis, Trigeminus und die Augenmuskelkerne in dem Gehirnstamm der verschiedenen Wirbeltierklassen ganz verschiedene Plätze einnehmen können.

Eine der interessantesten Erscheinungen von Verlagerung bieten die vorderen *spino-okzipitalen Nerven* während ihrer Verwandlung in den *Hypoglossus.*

Ursprünglich (bei Tieren ohne eine muskulöse Zunge — wo diese Nerven noch ventro-mediane Rumpfmuskeln innervieren —), ist das entsprechende Zentrum dieser Nerven einfach eine Verlängerung der Vorderhörner des zervikalen Graus, dessen vordere Grenze aber weit hinter der vorderen Grenze der Vagussäule zurückbleibt, ja, bei Petromyzon nur bis an deren kaudales Ende reicht.

Bei höheren Tieren — solchen mit einer muskulösen Zunge — verliert das obengenannte Zentrum nach und nach seinen Zusammenhang mit den Zervikalhörnern und zeigt eine dorsofrontale Verschiebung, so daß zuletzt (bei den Säugern) sein frontales Ende ungefähr ebensoweit frontalwärts reicht wie dasjenige der dorsalen Vagussäule. Zugleich ist die Lage der Zellen so dorsal geworden, daß sie zum großen Teile dorsal von dem Fasciculus longitudinalis centralis liegen.

Der ganze *Vaguskern* (inkl. *Accessorius)* hat ursprünglich eine dorsale Lage. Bei den Vögeln ist ein kleiner Teil des Kernes in der Richtung des Hypoglossus (Syrinx-) Kernes verschoben und bildet zusammen mit diesen Zellen ein besonderes Zentrum: den Nucleus intermedius (Larynx-, Syrinx-Kern der Lautproduktion). Ein kaudaler Abschnitt, wovon bereits bei den Reptilien eine Andeutung anwesend ist, verlagert sich ganz ventral (Herzkern?).

Bei den Säugern behalten nur diejenigen Zellen der Vagussäule ihre dorsale Lage, welche den Oesophagus, den Magen und die Lungen innervieren. Die motorischen Wurzelzellen des Kehlkopfes und des Herzens haben eine gänzlich ventrale Lage bekommen und bilden den kaudalen Teil des Ambiguuskernes.

Abgesehen von der beträchtlichen kaudalen Verlängerung, welche der *Accesoriuskern* aufweist, (dessen Wurzelfasern bei den Plagiostomen im allgemeinen nur ein Wurzelbündel, bei den Reptilien aber bereits drei Wurzeln und bei den Säugern eine viel größere Zahl bilden), erhält dessen aus dem dorsalen X-Kern hervorgehender Kern auch eine ventro-laterale Lage bei den Säugern. Doch kann er bei ausgewachsenen Säugern bisweilen noch eine Verbindung mit dem dorsalen Vaguskern aufweisen (Vermeulen).

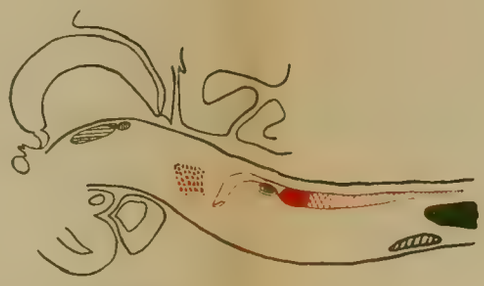
= NUCL. III = NUCL. X & XI

= NUCL. IV = NUCL. VI = OLIVA SUP. = NUCL. XII

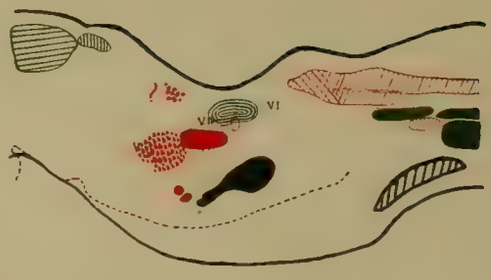
= NUCL. V = NUCL. VII = NUCL. IX = OLIVA INF.

PETROMYZON.[1]

VARANUS.



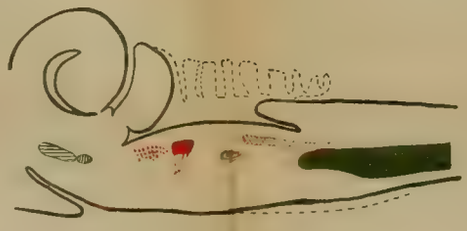
SCYLLIUM.



CICONIA.

TINCA.

ERINACEUS.



RANA.

HOMO.

TAFEL III. Vergleichende Topographie der motorischen Wurzeln und Kerne, zusammengesetzt aus Sagittalschnitten. Somato-motorische Kerne sind grun, viszero-motorische rot markiert.
Der Trochleariskern ist in dieser Tafel noch als somato-motorischer Kern aufgefaszt und deshalb grun arziert. Wahrscheinlich ist er ein viszero-motorischer Kern (Branchialnervderivat, vergl. S. 454) und muszte also rot markiert sein.

1) Für den Abducenskern (und Wurzel) bei Petromyzon siehe Tafel II und S. 459.

Verlag: De Erven F. Bohn, Haarlem.

Der motorische *Glossopharyngeus*kern hat eine dorsale Lage bei fast allen Wirbeltieren, indem er sich dem frontalen Abschnitt des dorsalen Vaguskernes anschließt. Bei einigen Teleostiern und bei den Reptilien ist er vom X-Kern getrennt und nimmt er eine mehr oder weniger ventrale Lage ein, eventuell zusammen mit dem Facialiskern.

Ganz ventral liegt er aber bei den Säugern, wo er den vordern Teil des Nucleus ambiguus bildet, also mit dem ventralen X-Kern verbunden ist.

Nur einige seiner Zellen, diejenigen, welche *das Speichelsekretionssystem der Parotis* innervieren, behalten auch hier eine dorsalere Lage, zusammen mit dem Speichelsekretionszentrum der Gland. sublingualis und submaxillaris (s. u.).

Der *Facialis*kern liegt ursprünglich dorsal auf dem Niveau seines Wurzeleintrittes (Petromyzon, Rana), entweder verbunden mit dem V. Nucleus (Petromyzon) oder unabhängig davon (Rana). Bei andern Tieren (Selachiern, Ganoiden, urodelen Amphibien) hat er zwar noch eine dorsale Lage, aber auf einer bedeutenden Distanz hinter dem Eintritt seiner Wurzel, indem er sich der dorsalen IX. und X. Säule anschließt. Bei den Teleostiern steigt ein Teil des Kernes, oder der ganze Kern (zuweilen verbunden mit den IX. Zellen) mehr oder weniger abwärts, hinter der Ebene seines Wurzeleintritts, wie es auch bei den Reptilien und namentlich bei den Säugern der Fall ist, wo bloß seine speichelsekretorischen Zellen dorsal bleiben (s. o).

Nur bei Vögeln findet dieses Absteigen *vor* dem Wurzeleintritt statt und kann ein Teil des Kernes die direkte Verlängerung des motorischen Trigeminuskernes bilden.

Der *Trigeminus*kern liegt immer in der Höhe seines Wurzeleintrittes, aber bei einigen Tierarten (Petromyzon, Amphibia) wird er direkt unter dem Boden des vierten Ventrikels gefunden, bei andern (Teleostei und Reptilia) teilweise und wieder bei andern Tieren (Säugern) ganz in der Mitte der Oblongata.

Größere Verlagerungen werden wieder beim *Abducens*kern gefunden.

Bei Petromyzon liegt er frontal, zwischen dem Trigeminus- und Facialis-Kern (Tretjakoff).

Bei andern Fischen (Selachii, Teleostei) und den Amphibien liegt er hinter dem Facialis-Eintritt, zuweilen näher dem VII. Eintritt (Teleostei) zuweilen näher dem IX (beim ehreren Amphibien). Bei den Selachiern und Amphibien hat er dabei eine dorsale Lage in der Nähe des Fasciculus longitudinalis centralis, bei den Teleostiern jedoch liegt er stark ventral, meistens in zwei Teile geteilt, und dorsale Zellen werden dort nur selten gefunden.

Bei den Reptilien zeigt der dorsale VI. Kern eine frontale Verschiebung. Bei den wasserlebigen Reptilien dehnt er sich zunächst nach vorne aus, bis zum Eintritt des Facialis. Diese frontale Verlängerung ist bei landlebigen Reptilien von einer kaudalen Verkürzung begleitet, so daß das Zentrum des Kernes dort auf der Ebene des Facialis-Wurzeleintrittes gefunden wird. Diese frontalere Lage bleibt bei den Vögeln und Säugern bestehen, aber bei den meisten der letztern erreicht der Kern eine mehr

dorsolaterale Lage nicht unterhalb, sondern neben dem horizontalen Schenkel des Facialis (namentlich bei den Rodentiern, Ungulaten und Primaten).

Der *Trochleariskern*, ursprünglich dorsal, weit hinter dem Niveau des III. Kernes in dem Velum cerebelli liegend (Petromyzon), liegt bei den übrigen Wirbeltieren unter dem Boden des vierten Ventrikels in einer viel frontaleren Lage, etwas hinter dem Oculomotoriuskern oder in dessen kaudaler Fortsetzung.

Der *Oculomotoriuskern* liegt meistens direkt unter dem Mittelhirnventrikel, bei Petromyzon und Teleostier aber teilweise mehr ventral.

Ein sorgfältiges Studium dieser großen Verschiedenheit in der Lage der motorischen Kerne und eine Vergleichung der andern phylogenetischen Veränderungen in Oblongata und Mittelhirn zeigen uns, daß diese Lageveränderungen der motorischen Kerne durch die Verschiedenheit der sie influenzierenden Reize verursacht sind, d.h. durch Verschiedenheit der Entwicklung der ihnen entsprechenden hinteren Wurzeln oder durch Unterschiede in den sonstigen sensorischen Reflexen, welche ihre Funktion beeinflussen. Diese Faktoren werden oft von Veränderungen in dem innervierten Muskelsystem begleitet.

Die Kerne verlagern sich dabei in der Richtung der Stelle, von welcher die größte Zahl der Reize zu ihnen geht.

Ein auffallendes Beispiel davon bietet der *Hypoglossuskern*.

Solange noch keine muskulöse Zunge vorhanden ist, wird die entsprechende Muskulatur in dem ventralen Teile der vordern Körperwand gefunden, und den motorischen Wurzeln entspricht noch teilweise eine sensible Wurzel mit einem Ganglion. Der Kern bildet dann einfach die Verlängerung der zervikalen Vorderhörner und reicht bei Fischen selten weiter frontalwärts als zur Mitte des Vaguskernes.

Die Bildung der Zunge und die Rolle, welche diese Muskulatur dabei spielt, veranlassen eine ganz verschiedene Reflextätigkeit dieser Muskeln, insofern sie sich daran beteiligen, indem sie völlig unter den Einfluß der sensorischen Innervation der Mundhöhle kommen. Infolgedessen verlagern sich ihre motorischen Wurzelzellen in einer frontalen und dorsalen Richtung, wobei sie sich ihrem neuen frontaleren Reizzentrum nähern.

Diese Verschiebung ist so beträchtlich, daß die Zellen zuletzt soweit frontal reichen, wie das vordere Ende des Vaguskernes, und der Platz, den sie erhalten, ist nahe bei dem Zentrum der Geschmacksfasern des VII., IX. und X., zu dem auch taktile Fasern des V., VII., IX. und X., also solche der ganzen Mundhöhle und des Rachens, laufen.

Wenn die Ansicht von Brun, und meine Ansicht, Fuse daß der Staderinische Kern (S. 312) ein Zentrum für Rachenreflexe sei, bestätigt wird, ist es nicht auffallend, den Kern der Zunge dicht in seiner Nähe zu finden. Ein überzeugenderer Beweis für die Bestimmung des Platzes der motorischen Zellen durch den Einfluß von Reiz-Zentren, oder mit andern Worten: ein überzeugenderer Beweis von der Wichtigkeit der Rolle, welche die Neurobio-

taxis für die Lage der nervösen Elemente spielt, kann kaum erbracht werden.

Die ventrolaterale Verschiebung und das kaudale Auswachsen des *Accessoriuskernes* bei den Säugern werden leicht verstanden, wenn wir in Betracht ziehen, daß seine ursprünglich rein reflektorische Atemmuskeln dort zu einem wichtigen Element in der willkürlichen Bewegung der oberen Gliedmaßen geworden sind. Da die willkürliche Bewegung der Glieder hauptsächlich durch Vorder- und Seitenstrang-Systeme des Rückenmarks bewerkstelligt wird, ist es nicht auffallend, die kaudale Vergrößerung dieses Kernes mit einer ventrolateralen Verschiebung verbunden zu finden, weil auch die andern Extremitätenkerne eine laterale Lage einnehmen (S. 192 und 193).

Der *dorsale Vaguskern* der Säuger innerviert den unteren Teil des Oesophagus, den Magen und wahrscheinlich die Lungen (bei Tieren mit einem großen Magen, Vögeln und Rindern, ist er außerordentlich groß (Vermeulen): bei Tieren mit einem kleinen Magen ist er klein). Die Zellen der glatten Muskulatur behalten also ihre Lage neben ihrem wichtigsten reflektorischen Zentrum: ihre eigene sensorische Wurzelfasernendigung, bei, wie es von einem motorischen Kern, der hauptsächlich auf reflektorische Impulse von den Eingeweiden handelt, erwartet werden darf.

Der *ventrale Vaguskern*, welcher sich aus dem dorsalen Kern herausdifferenziert, kann unter dem Einfluß ventraler Fasersysteme der Oblongata verlagert sein. Es ist auffallend, daß die Bildung des für den Larynx bestimmten Abschnittes dieses Kernes der Ausbildung der Larynxmuskeln parallel verläuft, welche in ihrer vollen Entwicklung erst bei den Säugern vorhanden sind.

Daß ein Teil des Vaguskernes mit der Lautproduktion im Zusammenhang steht, steht übrigens auch mit der bei den Vögeln vorhandene Sachlage im Einklang, wo eine kleine Zahl von Vaguszellen sich auf einer kurzen Strecke verlagert und sich den dorsalen Zellen der Hypoglossussäule nähert, welche die Syrinx dieser Tiere (ebenfalls ein Lautproduktionsorgan) innerviert: Nucleus intermedius X und XII.

Da es wohlbekannt ist, daß die Lautbildung bei den Vögeln durch eine Zusammenwirkung der Larynx- und Syrinx-Muskulatur bewerkstelligt wird, finden wir hier einen deutlichen Fall der Anordnung motorischer Zellen auf gemeinschaftlichen Reflexen (Nucleus intermedius).

Daß bei den Säugern der Larynxkern sich weiter ventralwärts verlagert, kann einem größern Einfluß ventraler Reflexbahnen zugeschrieben werden.

Sehr schwer ist die Situation des Herz-Zentrums in dem ventralsten Abschnitt des hintern Drittels des Nucleus ambiguus zu erklären. Entsprechend der Lage der andern sympathischen Zentren in dem dorsalen Kern sollte man erwarten, dieses auch in demselben zu finden.

Doch ist das hintere Drittel des ventralen Vaguskernes das erste, welches sich in ventrale Richtung verlagert. Es findet sich schon in solcher Lage bei einigen Reptilien und bei allen Vögeln.

Ob dies mit der Umbildung der Zirkulation zu tun hat, die bei höhern Tieren vorkommt, oder mit der Homoiothermie (ventro-lateralen Temperaturbahnen Edingers), wage ich nicht zu sagen. In Übereinstimmung damit wäre, daß die Herzzellen gerade den allerventralsten Teil des hintern Drittels des Nucl. ambiguus bilden.

Daß die einzigen Zellen des *Glossopharyngeuskernes*, welche einen dorsalen Platz in der Nähe des dorsalen Geschmackszentrums behalten, den *Speichelsekretionskern* der *Parotis* bilden, ist nicht befremdend angesichts der Tatsache, daß das Geschmackszentrum eine dorsale Lage hat.

Was den *ventralen Kern des Glossopharyngeus*, (den vordern Teil des Ambiguus) betrifft, wissen wir aber, daß er quergestreifte Muskulatur innerviert und neben der taktilen Reflexbahn dieser Muskulatur liegt.

Die größte Verschiedenheit der Lage fanden wir beim *Facialiskern*. Für die beträchtliche Verlagerung nach hinten, welche dieser Kern bei den Selachiern, Teleostiern und urodelen Amphibien aufweist, sind die kaudal gelegenen Geschmacks- und Athmungszentren verantwortlich.

Hierdurch wird aber auch erklärt, warum bei Tieren mit einer geringen Entwicklung der sensorischen Geschmacksfasern des VII. (und IX.) Nerven (Zyklostomen und namentlich Vögeln) diese kaudale Verschiebung ausbleibt.

Bei den Vögeln ist dieser Kern, der hauptsächlich den hintern Bauch des Musc. biventer innerviert, sogar mit dem Trigeminuskern vereinigt, der den vordern Bauch innerviert.

Mit Hinsicht auf die bedeutende Rolle, welche der Facialis-Muskulatur für die Organe des Gesichts (Augenlidbewegung), des Gehörs (Stapedius und Ohrmuskel) und des Geruchs (Nasenmuskeln) zukommt bei den Säugern, wo diese Muskulatur wesentlich von Trigeminussensibilität beherrscht wird, ist es begreiflich, daß der Facialiskern dort seinen Platz in der Nähe des dorsalen VII. und IX. Zentrums verläßt, abwärts steigt und sich der absteigenden Trigeminuswurzel, der Oliva superior und den tekto-bulbären Fasern des visualen Reflexsystems nähert.

Es ist interessant, daß — ebenso wie beim Glossopharyngeus — auch einige Facialiszellen ihren dorsalen Platz in der Nähe des Geschmackszentrums behalten und daß die Untersuchungen Yagitas und Hayamas bewiesen haben, daß diese Zellen das *Speichelsekretionszentrum der submaxillären und sublingualen Drüsen* bilden (vergl. oben das Parotiszentrum).

Für die Verschiebung des ursprünglich ganz dorsalen *Trigeminuskernes* nach der Mitte der Oblongata ist in den meisten Fällen die Lage seines sensorischen Kernes verantwortlich. Namentlich bei denjenigen Tieren, welche ihre Nahrung kauen (Säuger), wird diese typische Lage dicht beim sensorischen Zentrum des Mundes, der Zähne und der Kiefer gefunden.

Daß der motorische Kern sich oft etwas frontaler ausdehnt als der sensible V. Kern, ist vielleicht den Axonen der Rad. mesencephalica Trigemini (vergl. Willems) zuzuschreiben.

Für die *Augenmuskelkerne* sind schließlich die optischen und vestibu-

lären Bahnen die wichtigsten Faktoren für die Bestimmung ihrer Plätze.

Ihre sekundären Lageveränderungen laufen den Veränderungen in den Bahnen der optischen, vestibulären und koordinativen Reflexe vollständig parallel.

Nach TRETTJAKOFF wird bei Zyklostomen der *Abducenskern* in dem kaudalen Teil des Trigeminus-Kernes angelegt, entsprechend dem Ursprung seines Muskels aus dem Trigeminus-myomer. Bereits bei den Selachiern aber verlegt er sich unter dem Einfluß von Vestibularisreflexen kaudalwärts und entspricht seine Lage dem Niveau des VIII. Nerven.

Merkwürdige Unterschiede bestehen zwischen dem *Abducenskern* der Selachier und dem der Teleostier.

Bei den erstern, bei welchen der Fasciculus longitudinalis centralis die größte in der vergleichenden Anatomie des Bulbus bekannte Ausdehnung erreicht, liegen seine Zellen neben, sogar teilweise zwischen den Fasern dieses Bündels. Bei den Teleostiern aber, wo dieses Bündel klein ist und die ventralen tekto-bulbären Bahnen eine enorme Ausdehnung haben, hat der Kern eine ganz ventrale Lage, und liegt er dicht bei diesen Bahnen.

Bei den höhern Wirbeltieren findet sich die dorsale Lage der Selachier wieder, aber seine Zellen sind hier in einer frontalen Richtung verschoben so daß sie, anstatt zwischen der Ebene der VII. und IX. Wurzel zu liegen, in der Ebene der VII. Wurzel gelagert sind.

Diese frontale Verschiebung wird verursacht durch den Einfluß des DEITERS'-Kernes, ein Einfluß, der bei den meisten Säugern noch deutlicher wird, wo sogar die Lage neben dem Fasciculus longitudinalis centralis aufgegeben wird und die Zellen sich dorsolateral verschieben, wodurch sie sich mehr dem Boden des Ventrikels nähern und eine viel engere Beziehung zu dem Hauptkern des N. vestibularis und dem DEITERSchen Kern erhalten. Es ist offenbar, daß sie von diesen Zentren und von andern Reflexsystemen, die ihnen aus jener dorsolateralen Richtung zugehen, angezogen werden, wie ich dies speziell für Rodentia, die Ungulaten und den Menschen nachgewiesen habe (im Gegensatz zu den Karnivoren).

Als Ursache der engen topographischen Verwandtschaft zwischen *Trochlearis-* und Oculomotorius-Kern bei den meisten Vertebraten muß die assoziative Funktion dieser Kerne betrachtet werden, obwohl der IV. Kern sich entsprechend seinem viszeralen Charakter (BOK) in einem dorsaleren Niveau anlegt als der Oculomotoriuskern und bei Petromyzon sogar oberhalb des vierten Ventrikels in dem Velum cerebelli liegt, außerdem ein beträchtliches Stück hinter dem Oculomotoriuskern, näher dem Niveau des Trigeminus, dessen Myomer sein Muskel zugehört.

Bei höhern Vertebraten sind beide aber stets neben dem Fasciculus longitudinalis centralis gruppiert, dem Hauptweg optischer und vestibulärer assoziativer Reflexe, und erreicht der Trochleariskern durch seine frontale Verschiebung den Ort der Reflextätigkeit, welche auch den III. Kern beherrscht.

Röthig fand bei Bufo und Rana eine beträchtliche Verlängerung des IV. Kernes, was beweist, daß bei diesen Tieren die frontale Verlagerung in ähnlicher Weise stattfindet (erst durch frontale Verlängerung, dann durch allmähliche frontale Akkumulation) wie beim Abducenskern (s. o.).

Der *Oculomotoriuskern*, ursprünglich dem Mittelhirn-Neuromeren zugehörend, behält überall ungefähr dieselbe sagittale Lage in der Nähe des optischen Haupt-Reflexsystemes bei. Nur seine Lage im Querschnitt weist erhebliche Unterschiede auf.

Bei den Zyklostomen liegt ein Teil seiner Zellen dorsal, ein anderer Teil ventral in der Nähe des Wurzelaustrittes.

Bei den Selachiern, wo das System des zentralen Längsbündels (s. o.) so sehr verstärkt ist, ist der ganze Kern in der Nähe dieses Systemes, also in dorsaler Lage, angeordnet. Wie ich oben bereits beim Abducenskern sagte, spielt aber bei den Teleostiern die Reflextätigkeit der ventralen tektobulbären Bahn auf die Augenmuskelkerne eine große Rolle (vielleicht verstärkt von andern ventralen Fasern. Deren Einfluß auf den Oculomotoriuskern läßt sich hier auch nachweisen, indem ein Teil von dessen Zellen eine stark ventrale Lage aufweist.

Bei allen höhern Vertebraten ist es wieder das Koordinationssystem des zentralen Längsbündels, welches — wie beim Abducenskern — die Lage bedingt, und wird der Kern wieder ganz dorsal gefunden.

Die höhere Organisation des Sehaktes bei den Vögeln und Säugern bedingt in ihm vielerlei Differenzierungen in Kerngruppen, entsprechend den verschiedenen Muskeln und Muskelsynergien, welche dabei eine Rolle spielen. Hierbei ist es interessant, daß bei den Primaten der Zentralkern der Konvergenz Perlia sich zwischen die Edinger-Westphalschen Kerne der Akkommodation einschiebt.

Dies ist ein anatomischer Ausdruck der Tatsache, daß beim bilateralen Sehen Konvergenz und Akkommodation zusammengehen.

So zeigt uns die Verschiedenheit in der Anordnung der primären effektorischen Zentren den großen Einfluß, welchen bei Reizungen verschiedener Herkunft die maximalen Reize und die funktionellen (Reiz-) Synergien ausüben, einen Einfluß, den ich übrigens auch für anderen Zellgruppen (s. die vorigen Kapitel) habe nachweisen können.

Ich will hier am Schlusse nur noch darauf hinweisen, daß die Tatsache, weshalb bei einer Reizvermehrung in einem Gebiet der eine Kern sich wohl und ein anderer sich *nicht* dahin verlagert, also die *Selektivität*, welche in der Kernverschiebung besteht, bedingt wird durch ein *korrelatives* Verhalten mit sensorischen oder andern reflektorischen Tätigkeiten, und daß hierdurch das Hauptgesetz der Hodogenese entschleiert wird: die Assoziation gleichzeitiger Reize oder Reizreste, welche auch das Grundprinzip der Psychologie darstellt.

Daß bei einer Vergrößerung des zentralen Längsbündels sich wohl der Abducenskern und z.B. nicht der Facialiskern diesem erhöhten Reizgebiete nähert, hat seinen Grund in der Verwandtschaft, welche zwischen den Fasern dieses Bündels und dem Abducenskern besteht und die nicht zwischen diesen Fasern und den Zellen des Facialiskernes vorliegt.

Umgekehrt werden die Augenmuskelkerne meistens nicht in ihrer Lage durch viszerale Reize beeinflußt, (z. B. Geschmacksreize).

Das Hauptgesetz der Neurobiotaxis läßt sich am besten so ausdrücken, daß man sagt, daß die Lage eines Kernes bestimmt wird durch diejenigen mit ihm funktionell verwandten Fasersysteme, von denen aus die meisten Reize ihm zugeführt werden.

Weiter werde ich hier nicht näher darauf eingehen, sondern verweise auf meine diesbezügliche Auseinandersetzungen im ersten Kapitel, wo die Faktoren, welche die Hodogenese und die Anordnung der grauen Substanz bedingen, eingehend besprochen sind.

LITERATUR ZUM FÜNFTEN KAPITEL.

Über das motorische System der Medulla oblongata und des Mittelhirns.

Zyklostomen [1]).

Ahlborn. Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bnd. 39, 1883.

Ahlborn. Ueber den Ursprung und Austritt der Hirnnerven etc. Ibidem. Bnd. 40, 1884.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotoxis II. Die Entwicklung des horizontalen Schenkels des Facialiswurzelknies. Folia Neuro-biologica. Bnd. II, 1908.

Ariëns Kappers. The migrations of the motor cells of the bulbar Trigeminus, Abducens, and Facialis in the series of Vertebrates and the differences in the course of their root-fibres (counted as Mitteilung V), Verhandelingen der Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam, Tweede Sectie, Deel 16, Nr. 4, 1910.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiologica. Bnd. VI, Sommer-Ergänzungsheft, 1912.

Black. The motor nuclei in Phylogeny. A study of the phenomena of Neurobiotaxis. Journal of Comp. Neur. Vol. 27, 1917.

Bütschli. Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Leipzig, Engelmann, 1912.

Edinger. Das Gehirn von Myxine glutinosa. Abhandl. der Preuss. Akad. der Wissensch. 1906.

Fürbringer. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur des Kopfskeletts der Zyklostomen. Jenaische Zeitschrift. Bnd. IX, 1875.

Fürbringer. Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen etc. Festschrift für Gegenbaur, Teil III, 1897.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bnd. I, 1898.

Holm. The finer Anatomy of the Nervous system of Myxine glutinosa. Morph. Jahrbuch, Bnd. 29, 1902.

Huet. On the oculomotor and trochlear nucleus in lower Vertebrates. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. March 1911.

Johnston. The Brain of Petromyzon. Journal of Compar. Neur. Vol. 12, 1902.

Johnston. On the presence or absence of the glossopharyngeal nerve in Myxinoids. Anat. record. Vol. II, 1908.

Neal. The development of the Hypoglossusmusculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anzeiger. Bnd. 13, 1897.

Retzius. Das Gehirn und das Auge von Myxine. Biologische Untersuchungen N. F. Bnd. V, 1893.

Röthig and Ariëns Kappers. Further contributions to our knowledge of Myxine

[1]) Die Literatur über Amphioxus ist zusammengestellt am Schluß des 2ten Kapitels.

glutinosa. Proceedings of the Koninklijke Akad. van Wetensch. Amsterdam. Vol. XVII, 1914.

Schilling. Ueber das Gehirn von Petromyzon fluviatilis. Abhandl. der Senckenb. Naturf. Gesellsch. in Frankfurt a/M. Bnd. 30, 1907.

Sterzi, Il sistema nervosa centrale. Ciclostomi Vol. I. Draghi 1907, Padova.

Tretjakoff. Das Zentralnervensystem von Ammocoetes Teil II. Das Gehirn. Archiv f. mikr. Anatomie. Bnd. 74, 1909.

Worthington. Contribution to our kwowledge of Myxinoids. American Naturalist, Vol. 39, 1905.

Worthington. Descriptive Anatomy of the Brain and cranial nerves of Bdellostoma dombeyi. Quarterly Journal of microsc. Science Vol. 49, 1906.

Plagiostomen.

Ariëns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian Brain. Journal of Comparative Neurology. Vol. 16, 1906.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, II. Die phylogenetische Entwicklung des horizontalen Schenkels des Facialiswurzelknies. Folia Neurobiologica. Bnd. II, 1908.

Ariëns Kappers. The migrations of the motor cells of the bulbar V, VI und VII nucleus etc. Verhandl. v. d. Kon. Akad. v. Wetensch. Deel 16, 1910.

Ariëns Kappers. The arrangment of the motor nuclei in Chimaera monstrosa compared with other fishes. Proceed. Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 1912.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, IV The migrations of the motor rootcells of the vagusgroup and the phylogenetic differentiation of the hypoglossus nucleus from the spino-occipital system. Psych. en Neur. Bladen, Amsterdam, 1911.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis: VII Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiologica Sommerergänzungsheft Bnd. VI, 1912.

Ariëns Kappers. Ueber den motorischen Glossopharyngeus und Facialis bei niederen Vertebraten. Folia Neurobiologica Bnd. VIII, 1914.

Black. The motor nuclei in phylogeny. A study of the phenomena of Neurobiotaxis. Journal of Compar Neurology, Vol. 27, 1917.

Bütschli. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig, Engelmann, 1912.

Edgeworth. On the Morphology of the Cranial muscles in some Vertebrates. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. 56, 1911.

Fürbringer. Ueber die spino-okzipitalen Nerven der Selachier und Holocephali. Festschrift für Gegenbaur. Teil III, 1897.

Gegenbaur. Vergl. Anat. der Wirbeltiere. Bd. I, Leipzig 1898.

Van der Horst. Die motorischen Kerne und Bahnen in dem Gehirn der Fische. Ihr taxonomischer Wert und ihre neurobiotactische Bedeutung. Tijdschr. der Nederl. Dierk. Vereen. Deel XVI, 1918.

Neal. The development of the Hypoglossusmusculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anzeiger, Bnd. 13, 1897.

Neal. The morphology of the eye-musclenerves. Tufts College Studies. Vol. III N°. 4, 1914.

Sterzi. Il sistema nervoso centrale dei vertebrati. Vol. II, Pesci, Libro I Selaci. Parte I Anatomia. Draghi Padova, 1909.

Tiesing. Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jenaische Zeitschrift. Bnd. 30, 1895.

Vetter. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. 1. Teil. Jenaische Zeitschrift. Bnd. 8, 1874; 2. Teil, Bnd. 12, 1878.

Van Wijhe. Ueber die Mesodermsegmente etc. des Selachierkopfes. Verhand. der Kon. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam, 1882 [1]).

Ganoiden und Teleostier.

Agassiz et C. Vogt. Anatomie des Salmones. Neufchâtel, 1845.

Allis. The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva. Journal of Morphology. Vol. XII, 1897.

Allis. The Scull and the cranial and first spinal nerves in Scomber scomber. Journal of Morphology, Vol. 18, 1903.

Ariëns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian Brain. Journal of Comp. Neur. 16, 1906.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, III. Ueber den Einfluß der Neurone der Geschmackskerne auf den motorischen Facialis- und Glossopharyngeuskern und ihr Verhalten zur Radix descendens Nervi quinti, Folia Neurobiologica, Bd. III. 1909.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, IV. The migrations of the abducens nucleus and the concomitating changes of its root-fibres, Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1910.

Ariëns Kappers. The migrations of the bulbar V, VI und VII nucleus etc. Verhandl. v. d. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Deel 16, 1910.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VI. The migrations of the motor rootcells of the Vagusgroup and the differentiation of the XII Nucleus from the spino-occipital system. Psych. en Neur. Bladen, 1911.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiologica, Bnd. VI. Sommerergänzungsheft, 1912.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VIII. Ueber den motorischen Glossopharyngeus und Facialis bei niederen Vertebraten. Folia Neurobiologica, Bnd. VIII, 1914.

Beccari. Sopra alcuni rapporti del fasciculo longitudinale posteriore con i nuclei di origine del nervo III e IV nei Teleostei: Monitore Zoologico Italiano 1912.

Berkelbach v. d. Sprenkel. The central relations of the cranial nerves in Silurus glanis and Mormyrus caschive. Journal of Comp. Neur. Vol. 25, 1915.

Black. The motor nuclei in Phylogeny, a study of the phenomena of Neurobiotaxis Journal of Comp. Neur. Vol. 27, 1917.

Cahier et Valenciennes. Histoire Naturelle des Poissons. Paris, 1828—1848.

Cunningham. A treatise on the Common Sole. Plymouth, 1890.

Dietz. Vergelijkende Anatomie van de Kaak- en Kieuwboogspieren der Teleostei. Inaugural-Dissertation. Leiden, 1912.

Droogleever Fortuyn. Notiz über den Eintritt der motorischen Nervenwurzeln in die Medulla oblongata und über die Lage der motorischen Kerne bei Amia calva. Folia Neurobiologica. Bnd. VI, 1912.

Edgeworth. On the Morphology of the cranial muscles in some vertebrates. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. 56, 1911.

Franz. Das intracerebrale Verhalten des Nervus trochlearis. Anat. Anzeiger. Bnd. 38, 1911.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bnd. I, 1898.

Herrick. The cranial and first spinal nerves of Menidia. Journal of Comp. Neur. Vol. 9, 1899.

Huet. The oculomotorius and trochlear nucleus in lower vertebrates. Proceed Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, 1911.

[1]) Neu erschienen 1915.

Van der Horst. Die motorischen Kerne und Bahnen in dem Gehirn der Fische. Ihr taxonomischer Wert und ihre neurobiotactische Bedeutung. Tijdschr. der Ned. Dierk. Vereen. Deel XVI, 1918.

Juge. Recherches sur les nerfs cérébraux de la musculature cephalique de Silurus glanis. Revue suisse de Zoologie. Tome VI, 1899.

Lange (de). The descending tracts of the corp. quadrigemina. Folia Neurob. Bnd. III, 1910.

Mayser. Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bnd. 36, 1881.

Mc. Murrich. The Cranialmuscles of Amia calva. Studies from te Biological Laboratory of Johns Nopkins University, Baltimore. Vol. III, 1884—1887.

Mc. Murrich. The myology of Ameiurus catus. Proceedings of the Canadian Institute in Toronto. Vol. II, 1884.

Schreiner. Einige Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung der Occipitalregion von Amia und Lepidosteus. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bnd. 72, 1902.

Stannius. Das periphere Nervensystem der Fische, Rostock, 1847.

Stannius. Zootomie der Fische. Berlin (Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Auflage, Heft I) 1854.

Theunissen. The arrangment of the motorroots and nuclei in the brain of Acipenser ruthenus and Lepidosteus osseus. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam, May, 1914.

Thilo. Die Vorfahren der Schollen. Bulletin de l'Academie impériale des sciences de St. Petersbourg. V^ième Serie, Tome XIV, 1901. (Referat im Zoologischen Anzeiger, 1902.)

Vetter. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. 1. Teil. Jenaische Zeitschrift. Bnd. 8, 1874. 2. Teil, Bnd. 12, 1878.

Wallenberg. Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anzeiger Bnd. 31, 1907.

Amphibien.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiologica, Sommerergänzungsheft, Bnd. VI, 1912.

Black (D.). The motor nuclei in Phylogeny. A study of the phenomena of neurobiotaxis. Journal of Comp. Neurology. Vol. 27. 1917.

Brunner. Description of new facial muscles in Anura etc., An. Anzeiger. Bnd. XV. 1899.

Bütschli. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Leipzig, Engelmann, 1912.

Drüner. Studien zur Anatomie der Zungenbein-Kiemenbogen und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Teil I. Zool. Jahrb. (An. und Ontogenie). Bnd. XV, 1901. Teil II Ibidem, Bnd. 19, 1904.

Ecker, Wiedersheim und Gaupp. Die Anatomie des Frosches. Teil II, Braunschweig 1897.

Edgeworth. On the Morphology of the cranial Muscles in some vertebrates. Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. 56, 1911.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Teil I, 1898.

Horst (van der). Die motorischen Kerne und Bahuen in dem Gehirn der Fische. Ihr taxonomischer Wert und ihre neurobiotactische Bedeutung. Inaugural-Dissertation. Amsterdam, 1916. Deutsche Uebersetzung in Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. 1918.

Man (de). Vergelijkende myologische en neurologische Studiën over Amphibiën en Vogels. Leiden, 1873.

Plessen (v.). und Rabinovicz. Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München, 1891.

Strong. The cranial nerves in Amphibia. Journal of Morphology. Vol. X, 1895.

Röthig. A Contribution to Neurobiotaxis. The arrangement of the motor nuclei in Myxine glutinosa, Cryptobranchus, Necturus, Rana fusca and Bufo. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Oct. 1913.

Wiedersheim. Salamandrina und Geotriton fuscus. Genua, 1875.

Reptilien.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, IV. The migrations of the abducens nucleus and the concomitating changes of its root-fibres. Psychiatrische en Neurologische Bladen, 1910.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. V. The migrations of the bulbar V, VI and VII nuclei etc. Verhand. v. d. Kon. Akad. v. Wetensch. Deel 16, 1910.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, VI. The migrations of the motor root-cells of the vagus-group and the phylogenetic differentiation of the hypoglossus nucleus from the Spino-occipital system. Psychiatrische en Neurologische Bladen, 1911.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiologica, Sommer-ergänzungsheft, Bnd. VI, 1913.

Beccari, Sulla spettanza delle fibre del Lenhossek al sistema del nervo accesorio e contributo alla morfologio di questo nervo (osservazioni in Lacerta muralis). Archivio di Anat. e di Embriogogia. Vol. XI, 1912—1913.

Beccari. Il IX, X. XI e XII pajo di nervi cranici e di nervi cervicali negli embrioni di Lacerta muralis. Archivio di Anatomio e di Embriologia. Vol. XIII, 1914.

Black (D.). The motor nuclei in phylogeny, a study of the phenomena of Neurobiotaxis. Vol. 27, 1917.

Bojanus. Anatome Testudinis europaeae. 1819—1821.

Brücke. Ueber die Zunge der Chamaeleonen. Sitz. berichte der Akad. der Wiss. in Wien. Bnd. 8, 1882.

Bütschli. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Engelmann, Leipzig, 1912.

Charnock Bradley. The muscles of Mastication and the movements of the skull in Lacertilia. Zool. Jahrbuch. Bnd. 18, 1903.

Corning. Ueber die Entwicklung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morphologisches Jahrbuch. Bnd. 28, 1899.

Edgeworth. On the Morphology of the cranial Muscles in some vertebrates. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 56, 1911.

Fürbringer. Vergleichende Anatomie des Brustschulterapparates etc. Jenaische Zeitschrift. Bnd. 34, 1900.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Teil 1, 1898.

Hoffmann. Reptilien in Bronn's Klassen und Ordn. d. Tierreichs, 1888.

Killian. Die Ohrmuskeln der Crocodile. Jenaische Zeitschrift. Bnd. 24, 1900.

Lange (de). Untersuchungen über das Gehirn der Reptilien. III. Teil. Das Hinterhirn und das Rückenmark, 1916.

Lewèvre. Le mécanisme de la projection de la langue du Chamaeleon. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Année 31, 1895.

Mivart. Notes on the myology of Iguana tubere. Proc. Zool. Soc. London, 1867.

Mivart. On the myology of Menopoma, Menobranchus and Chamaeleon. Proc. of the Zool. Society. London, 1869 and 1870.

Mivart. On the myology of Chamaeleon parsonii. Proc. Zool. Society. Londen, 1870.
Osawa. Die Anatomie von Hatteria punctata. Arch f. mikr. Anat. Bnd. 51, 1898.
Ruge. Ueber das peripherische Gebiet des Nervus Facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für Gegenbaur. Bnd. III, 1897.
Versluys. Ueber Kaumuskeln bei Lacertilien. An. Anzeiger. Bnd. 24, 1914.
Walther. Das Visceralskelett und seine Muskulatur bei Amphibia und Reptilien. Jenaische Zeitschrift. Bnd. 21, 1887.

Vögel.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über die Verlagerung der motorischen Oblongata-Kerne; der Bau des autonomen Systems. Folia Neurobiologica, Bnd. 1, 1908.
Ariëns Kappers. The migrations of the motor cells of the bulbar Trigeminus, Abducens and Facialis in the series of Vertebrates and the differences in the course of their root-fibres (counted as Mitteilung V), Verhandelingen der Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam, Tweede Sectie, Deel 16, Nr. 4, 1910.
Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VI. The migrations of the motorroot-celles of the Vagusgroup and the phylogenetic differentiation of the hypoglossus from the spino-occipital system. Psych. en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1911.
Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Folia Neurobiologica. Bnd. VI, Sommer-ergänzungsheft, 1912.
Ariëns Kappers. Phenomena of Neurobiotaxis in the Central nervous system. Transactions of the XVIIth International Congres of Medicine, London, 1913.
Biondi. Osservazioni sullo svilupo e sulla structura dei nervi oculomotore e trocleare nel pollo. Rivista di nevropatologia, psichiatria ed elettroterapia, Vol. III, 1910.
Black (D.). The motor nuclei in phylogeny. A study of the phenomena of Neurobiotaxis. Journal of Comp. Neurology. Vol. 27, 1917.
Bok. Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Folia Neurobiologica. Bnd. IX, 1915.
Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Teil I. Archiv f. mikroskop. Anatomie, 1893.
Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Teil II. Ursprung der Nerven der Medulla oblongata l. Hypoglossus. Bnd. 41, 1893.
Brandis. Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Teil IV: Der Ursprung der Augenmuskelnerven und des Trigeminus. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bnd. 44, 1895.
Brouwer. Klinisch-anat. Untersuchungen über den Oculomotoriuskern. Zeitschr. f. d. gesamte Neur. und Psych. 1917.
Gadow. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs; Vögel.
Kosaka und Yagita. Experimentelle Untersuchungen über die Ursprünge des N. hypoglossus. Jahrbücher für Psychiatrie, 1903.
Kosaka und Hiraiwa. Die Facialiskerne des Huhnes, referiert in Folia Neurobiologica. Bnd. 1, 1908.
Lubosch. Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Ursprung und Phylogenese des Nervus accessorius Willisii. Archiv f. mikrosk. Anatomie und Entwickl. geschichte. Bnd. 54, 1899.
Mesdag. Bijdrage tot de ontwikkelingsgeschiedenis van de structuur der hersenen bij de kip. Dissertation, Groningen 1909.
Ramon y Cajal. Trabajos, etc., de Madrid, Tome VI, 1908 (S. 217).
Ramon y Cajal. Ganglias de la substancia reticular del bulbo. Trabajos del laborat, etc., de Madrid, Tome VII, 1909.

Säugetiere.

Aubrey Mussen. Note on the movements of the tongue from stimulation of the XIIth nucleus, root and nerve. Brain. Vol. 32, 1909.

Ariëns Kappers. Ueber den Einfluß der Neurone der Geschmackskerne auf den motorischen Facialis- und Glossopharyngeuskern und ihr Verhalten zur Radix descendens N. quinti. Folia Neurobiologica Bnd. III, 1909.

Ariëns Kappers. The migrations of the bulbar V, VI and VII nucleus etc. Verh. der Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Deel 16, 1910.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, VI. The migrations of the motor root-cells of the vagus group and the phylogenetic differentiation of the hypoglossus nucleus from the spino-occipital system. Psychiatrische en Neurologische Bladen, 1911.

Ariëns Kappers. Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis, VII. Die phylogenetische Entwicklung der motorischen Wurzelkerne in Oblongata und Mittelhirn. Sommerergänzungsheft Folia Neurobiologica Bnd. VI, 1912.

Ariëns Kappers. Phenomena of Neurobiotaxis in the Central nervous system. Transactions of the XVIIth International Congress of Medicine, London, 1913.

Bach. Experimentelle Untersuchungen über die Lokalisation im Oculomotoriusgebiet. Zentralblatt für Nervenheilkunde, 1896.

Bach. Pupillenstudien. Graefe's Archiv. Bnd. 57, 1904.

Bechterew. Ueber die Kerne der mit den Augenmuskeln in Beziehung tretenden Nerven. Archiv f. Anat. und Physiologie 1897.

Beck. Ueber den Austritt des N. Hypoglossus und N. cervicalis. 1. Anat. Hefte, 1. Abteilung, XVIII Heft. 1900.

Bernheimer. Zur Kenntnis der Lokalisation im Kerngebiete des Oculomotorius. Wiener klinische Wochenschrift, 1896.

Beule (de). Contribution à l'étude des cellules de l'hypoglosse après l'arrachement du nerf. Le Névraxe, Vol. II, 1901.

Biervliet (van). Noyaux d'origine du nerf oculomoteur commun du lapin. La Cellule, Tome XVI, 1898.

Bischoff. Ueber den intramedullären Verlauf des Facialis. Neur. Centralblatt 1899.

Black. The motor nuclei in phylogeny. A study of the phenomena of Neurobiotaxis. Journ. of Comp. Neur. Vol. 27, 1917.

Bremer. Aberrant roots and branches of the Abducens and Hypoglossus nerves. Journ. of Compar. Neurol. Vol. 18, 1908.

Brouwer. Klinisch-anatomische Untersuchungen über den Oculomotoriuskern. Zeitschr. f. d. gesamte Neurologie und Psychiatrie, 1917.

Bunzl Federn. Ueber den Kern des Nervus accessorius. Monatsschrift f. Psychiatrie und Neurol. Bnd. II, 1897.

Bunzl Federn. Der centrale Ursprung des N. vagus. Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie Bnd. V, 1899.

Cramer. Zur feinern Anatomie der Oblongata und der Brücke. Jena, Fischer 1894.

Darkschewitsch. Ueber den oberen Oculomotoriuskern des Menschen. Archiv f. Anat. und Psychologie. An. Abteilung 1899.

Dees. Ueber den Ursprung und den zentralen Verlauf des N. accessorius. Allgem. Zeitschr. f. Psych. Bnd. 43 und 44 (1887 und 1888).

Dexler. Nervenkrankheiten des Pferdes, Wien 1899.

Edinger. Ueber den Verlauf der centralen Hirnnervenbahnen. Archiv für Psychiatrie. Bnd 16, 1885.

Economo. Die zentralen Bahnen des Kau- und Schluckaktes. Arch. f. d. gesamte Physiologie. Teil 91, 1902.

Froriep. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus etc. Archiv für Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1882.

Froriep. Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. und Entwickl.geschichte 1885.

Fuse. Über den Abducenskern der Säuger. Arbeiten a. d. hirnanat. Institut in Zürich, 1912.

Gegenbaur. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Teil I, Engelmann, Leipzig, 1898.

Van Gehuchten. Sur l'existence on la non-existence de fibres croisées dans le tronc des nerfs moteurs craniens. Journal de Neurologie N°. 1, 1899.

Van Gehuchten et Van Biervliet Le noyau de l'oculomoteur commun. Le Névraxe 1901.

Van Gehuchten. Recherches sur l'origine réelle et le trajet intracerebral des nerfs moteurs par la méthode de dégénérescence wallérienne indirecte. Le Névraxe Tome V, 1904.

Goldstein et Minea. Localisations dans le noyau de l'hypoglosse et du trijumeau chez l'homme. Folia Neurobiologica Bnd. III, 1910.

Golgi. Sur l'origine du quatrième nerf cerebral. Archivio italiano de Biologia 1893.

Grabower. Das Wurzelgebiet des motorischen Kehlkopfnerven. Centralblatt f. Physiol. 1890.

Grabower. Ueber die Kerne und Wurzeln des Nervus accessorius und N. Vagus. Arch. f. Laryngologie 1894.

Grossman. Zur Anatomie uud Physiologie des N. Vagus-accessorius. Wiener medizinische Wochenschrift N°. 26, 1916.

Gudden. Beitrag zur Kenntnis der Wurzeln des Trigeminusnerven. Allg. Zeitschr. f. Psych. 1891.

Harman. The origin of the facial nerve. The British medical Journal 1907.

Hepburn and Waterston. A comparative Study of the grey and white matter of the motor cellgroups and the spinal accessory nerves in the spinal cord of the porpoise (Phocaena communis). Journal of Anatomy and Physiology Vol. 38, 1903.

Hudovernig. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und zur Lokalisationslehre einiger Hirnnervenkerne (N. hypoglossus, Vagus und Facialis) Journ. f. Psych. und Neur. Bnd. 9, 1907, Bnd. 10, 1908 und Bnd. 11, 1909.

Ikegami und Yagita. Ueber den Ursprung des Herzvagus. Mitteilungen der Medizinischen Gesellschaft in Okayama. 1907.

Kaplan und Finkelnberg. Beiträge zur Kenntnis des sog. ventralen VI Kernes. Archiv für Psychiatrie Bnd. 23, 1893.

Kohnstamm und Wolfstein. Versuch einer physiologischen Anatomie der Vagusursprünge und des Kopfsympathicus. Journal für Psychologie und Neurologie. Bnd. 8, 1907.

Kölliker. Handbuch der Gewebelehre, Teil II, 1896.

Kölliker. Die Medulla oblongata und die Vierhügelgegend von Ornithorhynchus und Echidna. Leipzig 1901.

Kosaka. Ueber die Vaguskerne des Hundes. Neurologisches Zentralblatt 1909.

Kosaka und Yagita. Experimentelle Untersuchungen über die Ursprünge des Nerv. Hypoglossus und seines absteigenden Astes. Jahrb. f. Psych. und Neurol. Bnd 24, 1903.

Kosaka und Yagita. Ueber den Ursprung des R. descendens N. hypoglossi beim Kaninchen. Mitteilungen der Mediz. Gesellschaft in Okayama, 1905.

Lubosch. Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Ursprung und Phylogenese des Nervus accessorius Willisii. Archiv f. mikrosk. Anat. Bnd. 54, 1899.

Ludw. Ferdinand Prinz von Bayern. Zur Anatomie der Zunge, München, 1884.
Mingazzini. Osservazioni morfologiche sul nucleo dell'ipoglosso dell'uomo e dei primati. Arch. di Fisiologia Vol. VII, 1909.
Martin. Die Entwicklung des IX. bis XII. Kopfnerven bei der Katze. An. Anzeiger. Bnd. 6, 1891.
Marinesco. l'Origine du facial supérieur. Revue neurologique 1898.
Oppel. Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Bnd. III, 1900.
Pacetti. Sopra il nucleo di origine del Nervus Abducens. Recherche del laboratorio di Anatomia di Roma etc. Vol. V, 1896.
Parhon et Goldstein. Sur l'origine de la branche descendante de l'hypoglosse. Roumanie medicale 1899.
Parhon et Nadyde. Nouvelle Contribution à l'étude des localisations, dans les noyaux des nerfs craniens et rachidiens chez l'homme et chez le chien. Congrès français des medecins alienistes et neurologistes. Rennes 1905. Archives de Neurologie 1805 et Journal de Neurologie 1906.
Parhon et Mad. Parhon. Contributions à l'étude des localisations dans le noyau de l'hypoglosse. Revue neurologique, 1903.
Parhon et Papinian. Contribution à l'étude des noyaux bulbo-protuberantiels (hypoglosse et facial) chez l'homme. Semaine medicale 1904.
Parsons. Myology of the Rodents. Proceedings of the Zoological Society (London), 1896.
Perlia. Die Anatomie des Oculomotoriuskernes beim Menschen. Graefe's Archiv f. Ophthalmologie Bnd. XXXV, 1889.
Ramon y Cajal. Apuntes para el estudio del bulbo raquideo, cerebelo y origen de los nervios encefalicos. Madrid, 1895.
Ramon y Cajal. Nuovo contribucion al estudio del bulbo raquideo. 1 Las cellulas de origin del nervio espinal. Revista trimestral micrografica, Vol. II, 1897.
Ramon y Cajal. Textura del sistema nerviosa del hombre y de los vertebrados. Tome II, Madrid, 1904.
Romanoff. Zur Frage von den zentralen Verbindungen der motorischen Hirnnerven. Neur. Centralblatt 1898.
Ruge. Ueber die Gesichtsmuskulatur der Primaten, Leipzig, 1887.
Ruge. Die Hautmuskulatur der Monotremen. Semon's Forschungsreisen, Jena 1893.
Ruge. Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für Gegenbaur. Bnd. III, 1897.
Schuzo—Kure. Normale und pathologische Structur der Zellen der cerebralen V Wurzel. Obersteiner's Arbeiten. Bnd. VI, 1899.
Schwalbe. Die Gliederung des Oculomotorius-Hauptkernes. Neurologisches Zentralblatt 1896.
Siemerling. Archiv f. Psychiatrie. Bnd. 22, 1899.
Siemerling und Baedeker. Chronische fortschreitende Augenmuskellähmung und progressive Paralyse. Archiv f. Psychiatrie Bnd. 29, 1899.
Streeter. The nuclei of origin of the cranial nerves in the 10 m.M. human Embryo. Proceedings of the Association of American Anatomists. 1909.
Streeter. The nuclei of origin of the cranial nerves in the 10 m.M. human Embryo. Anatomical record Vol. II 1908.
Streeter. Entwicklung des Nervensystems im Handbuch der Entwicklung des Menschen v. Keibel und Mall, 1911.
Stülp. Zur Lehre von der Lage und der Funktion der einzelnen Zellgruppen im Oculomotoriuskern. Graefe's Archiv. Bnd. 41, 1895.
Stuurman. Over den oorsprong van den nervus vagus bij het konijn. Inaugural Dissertation. Amsterdam, 1913.

Stuurman. Der Hypoglossuskern der Ameisenfresser. Anat. Anzeiger. Bnd. 49, 1916.
Stuurman. Die Localisation der Zungenmuskeln im Nucleus hypoglossi. An. Anzeiger. Bnd. 48, 1916.
Tozer and Sherrington. Receptors and efferents of the Third, Fourth and Sixth Cranial nerves Proceedings of the Royal Society of London B, Vol. 82, 1910 und Folia Neurobiologica, Bnd. III, 1910.
Tsuchida. Ueber die Ursprungskerne der Augenbewegungsnerven und über die mit diesen in Beziehung stehenden Bahnen in Mittelhirn und Zwischenhirn. Arbeiten aus dem hirnanatomischen Institut in Zürich. Heft II, 1906.
Van Valkenburg. Nucleus facialis dorsalis, nucleus trigemini posterior and nucl. trochlearis posterior. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1910.
Van Valkenburg. On the splitting of the Trochlear nucleus. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetenschappen. Amsterdam, 1912.
Vermeulen. Note on the size of the dorsal motor X nucleus in regard to the development of the Stomach. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wet. Amsterdam 1913.
Vermeulen. Das Kehlkopfpfeifen beim Pferd. Utrecht, Van Dishoek, 1914.
Vermeulen. The vagus area in Camelopardalis giraffe. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Vol. XVIII, 1915.
Vermeulen. On the Vagus and Hypoglossus area of Phocaena communis. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam Vol. XVIII, 1915.
Vermeulen. The Vagusarea in Camelidae. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetenschappen. Vol. XVIII, 1915.
Vermeulen. Die Accessoriusfrage. Psychiatrische en Neurologische Bladen, Amsterdam, 1918.
Weed. A reconstruction of the nuclear masses in the lower portion of the human brainstem. Publications of the Carnegie Institution. Washington, 1914.
Westphal. Ueber einen Fall von chronischer progressiver Augenmuskellähmung (Ophtalmoplegia externa) nebst Beschreibung von Ganglienzellen-Gruppen im Bereiche des Oculomotorius-Kernes. Arch. f. Phychiatrie. Bnd. 18, 1887.
Westling. Anat. Untersuchungen über Echidna. Svenska Vet. Akad. Handb. Bnd. XV, Afd. IV, 1889.
Willems. Localisation motrice et kinesthésique. Les noyaux masticateur et mésencephalique du trijumau chez le lapin. Le Névraxe, Tome XII, 1911.
Windle and Parsons. On the myology of the terrestrial Carnivora. P. I. Muscles of the Head, Neck and Forelimbs. Proc. of the Zool. Society London, 1897.
Windle and Parsons. On the myology of the Edentates. Proc. of the Zool. Society (London), 1899.
Windle and Parsons. Myology of the Ungulates. Proc. of the Zool. Society (London), 1901.
Yagita und Hayama. Ueber das Speichelsekretionszentrum. Neurologisches Zentralblatt 1909.
Yagita. Weitere Untersuchungen über das Speichelzentrum. Anat. Anzeiger Bnd. XXXV, 1909.
Yagita. Experimentelle Untersuchungen über den Ursprung des Nervus facialis. An. Anzeiger. Bnd. XXXVII, 1910.
Yagita. Experimente an dem Nervus petrosus superficialis major etc. Folia Neurobiologica, Bnd. VIII, 1914.

SECHSTES KAPITEL.

DAS KOORDINATORISCHE SYSTEM VON OBLONGATA UND MITTELHIRN.

A. Die Retikulären Kerne.

In dem vorigen Kapitel habe ich darauf hingeweisen, daß die motorischen Kerne in ihrer sekundären Lage bedingt werden durch mit ihnen funktionell verwandte sensible Zentren, es seien sensible Wurzelzentren, oder andere Reizgebiete.

In Kapitel II und III aber haben wir gesehen, daß die sensiblen Wurzelzentren nur selten einfach sind, sondern daß manchmal *zwei* oder mehr verschiedene Wurzeln in *einem* gemeinsamen Zentrum enden.

So wies ich in dem Kapitel über die Branchialnerven darauf hin, daß die sensible Facialis- und die sensible Glossopharyngeus-Wurzel meistens in einem gemeinsamen (Geschmacks)-Zentrum enden (S. 279—291), während die Hautäste des Vagus (R. auricularis) und des Trigeminus beide in dem Grau des deszendierenden Trigeminus aufsplittern (S. 282).

Ähnlicherweise wurde in dem Kapitel über das Lateralis- und Octavussystem darauf hingewiesen, daß die N. N. laterales und der N. vestibularis manche gemeinsamen Zentren haben (S. 385), und daß der Deiterskern der Säugetiere ein gemeinsamer Kern für Vestibularis-, Kleinhirn- und spinale Reize ist (vergl. S. 437), ebenso wie die Mauthner'sche Zelle der Fische Gesichts-, Gleichgewichts- und Kopf-Reize aufnimmt (S. 388).

Hieraus geht also hervor, daß die Neuriten, welche aus solchen Zentren hervorgehen, meistens gemeinsame Endwege nicht nur mehrerer, sondern auch *verschiedener* Reize sind, die — auf Grund der Korrelation, welche zwischen solchen Reizen naturgemäß besteht — sich assoziiert haben, nach denselben Gesetzen, welche wir auch in der Psychologie kennen.

Schon die primären „sensiblen" Zentren sind also manchmal *Schaltstellen*, nicht nur zwischen *einem* einkommenden und einem austretenden System, sondern zwischen *mancherlei* naturgemäß zusammenwirkenden einkommenden Systemen und einem austretenden System: es sind manchmal *polyvalente transmittorische Neuronen: Koordinations-systeme.*

Es gibt darunter Zellen, welche, wie die dorsalen Bogenfaserzellen des Rückenmarks, in dem dorsalen sensiblen Areal der Oblongata angelegt werden und dort bleiben. Sie werden dann oft als sensible Kerne bezeichnet, wenn sie überwiegend mit Kollateralen oder Endigungen *einer* bestimmten sensiblen Wurzel in Verbindung treten.

Die *polyvalenten transmittorischen Neuronen* können aber auch an andern Stellen zu Entwicklung geraten, um so mehr, wenn sie nicht bloß Wurzelreize, sondern auch Reize sekundärer absteigender Bahnen (aus dem Mittelhirn oder Kleinhirn, u. s. w.) aufnehmen.

Dann kommt es nicht selten vor, daß die reflexübertragenden Zellen, bloß durch Schaltneuronen mit primär sensiblen Zentren in Verbindung stehen. Sie selber bilden alsdann bloß tertiäre Neuronen.

Zu dieser letzten Kategorie von Elementen muß man jene großen *retikulären Kerne* des Hirnstammes rechnen, welche als Vermittler von Reizen auf primär motorischen Zentren in dem effektorischen Prozeß eine wichtige Rolle spielen.

Diese Elemente haben durch ihre polygonale Gestalt und ihren Umfang manchmal einen exquisit effektorischen Charakter.

Viele werden sogar in dem ventralen Abschnitt der Oblongata, unterhalb des *Sulcus limitans*, in der Nähe primär motorischer Zellen angelegt, von denen sie sich aber manchmal durch eine beträchtlichere Größe unterscheiden, und aus deren Nähe sie im Laufe der Ontogenese und Phylogenese unter dem Einfluß gewisser Reize (Neurobiotaxis) allmählich entfernt werden können.

Stehen solche Zellen nämlich stark unter dem Einfluß eines bestimmten Reizes, wie es z. B. in der Vestibularisregion der Oblongata der Fall sein kann, dann können die Zellen sich sekundär anordnen zu einem sensitivo-reflektorischen Kern in dem Gebiete *eines* solchen sensiblen Nerven. Ihre Topographie wird dann eine scharf umschriebene, und man spricht nicht mehr von retikulären Zellen, sondern von sensitivo-reflektorischen oder sensiblen Kernen eines bestimmten sensiblen Nerven. Beispiele davon sind die großen retikulären Zellen der Oblongata auf dem Niveau des VIII-Eintrittes, welche, bei Petromyzon ziemlich diffus in der Oblongata zerstreut, bei höhern Tieren den wohl umschriebenen Deiterskern und Tangential-Kern bilden.

Da die retikulären Zellen jedoch meistens ein „common final path" sehr verschiedener Reize bilden, findet ihre Verlagerung und sekundäre Anhäufung sehr selten nur an einer bestimmten Stelle statt. Sie bleiben meistens diffuse Zellhaufen, deren auffallend lange Dendriten sich nach vielen Richtungen hin verästeln.

Diese Zellen bilden daher kaum wirkliche, scharf umschriebene Kerne, sondern zeigen nur in Hauptzügen eine gewisse Gruppierung, welche meistens nur auf den Haupteinfluß gewisser Regionen hinweist.

Eine Merkwürdigkeit dieser Zellen und ihrer Axonen ist noch daß sie sehr früh in der Ontogenese zur Ausbildung gelangen (Cajal, Bok), was auch auf ihre große Bedeutung hinweist.

Im allgemeinen übermitteln sie ihre Reize auch nicht allein auf *einem* motorischen System, sondern bilden sie sowohl ein „common path" nach motorischen Zentren in ihrer Nähe als für andere weiter entfernte moto-

rische Zentren, deren Kooperation mit dem ihnen benachbarten motorischen Zentrum sie vermitteln.

Ein einfaches Beispiel möge dies erläutern.

Wenn ein leuchtendes Objekt die Retina eines Tieres trifft und das Tier will seinen Blick darauf richten, dann genügt es nicht, daß eine Gruppe von Augenmuskeln sich dafür in Tätigkeit setzt, sondern es müssen alle Augenmuskelkerne, eventuell auch die Halsmuskulatur dafür die richtige Innervation erhalten. Ja, es muß in vielen Fällen, namentlich bei Fischen, die keinen beweglichen Hals haben, der ganze Körper in eine der Blickrichtung entsprechende Haltung gebracht werden, wobei also auch die Schwanzmuskulatur beeinflußt werden muß.

Dasselbe gilt für den Freßakt, auch namentlich bei niedern Tieren. Nicht nur die Bewegung der Kiefermuskulatur genügt zu dem Fang der Beute; der ganze Körper muß in entsprechender Weise dazu beitragen, und die Reflexe, welche dem motorischen Trigeminuskern übermittelt werden, müssen auch auf den Körper, resp. die Schwanzregion übertragen werden.

Es sind diese und ähnliche Koordinationen, welche von den großen retikulären Zellen vermittelt werden, deren Neuriten oft in oder neben dem zentralen Längsbündel verlaufen.

Die Entwicklungsgeschichte dieser Zellen ist uns namentlich durch die Untersuchungen von Tretjakoff, Van Hoevell, Bartelmez, Cajal, Bechterew, Jacobson und Kohnstamm bekannt geworden.

Sie weist manche interessanten Punkte auf, wovon ich das wichtigste in den folgenden Zeilen mitteilen werde.

Ob bei **Amphioxus** bereits solche Zellen in dem oberen, mit der Oblongata und dem Mittelhirn korrespondierenden Abschnitt des Neuralrohres vorliegen, ist die Frage. Vielleicht, daß die vorderste Gruppe der Rohdeschen Riesenzellen, deren Axonen kaudalwärts ziehen (s. Kap. II), als solche betrachtet werden können.

Bei den **Zyklostomen** sind diese Zellen, welche dort teilweise unter dem Namen Müller'sche Zellen bekannt sind, am besten von Tretjakoff beschrieben worden, der darin verschiedene Gruppen unterschied (vergl. Fig. 298), welche sich mehr oder weniger in Anschluß an bestimmte motorische Zentren finden.

Tretjakoff hat darauf hingewiesen, daß diese Zellen von einer direkten Beeinflussung sensibler Wurzeln ausgeschlossen sind.

Die Zellgruppen des Nucl. octavo-motorius anterior und posterior, welche direkte Reize empfangen, habe ich bereits auf S. 372 bei den sensiblen Kernen beschrieben.

Die hintere Gruppe dieser Zellen findet sich in dem Areal des Vagus

(vergl. auch Fig. 202), wo sie medial von den motorischen Vaguszellen mehr in der Fortsetzung des medialen Graus des Rückenmarkes in ziemlich dorsaler Lage liegen. Sie bilden den *Nucl. reticularis inferior*. Ihre Zellen, welche nicht groß sind, schicken ihre Achsenzylinder im zentralen Längsbündel derselben Seite kaudalwärts (Fig. 298: A).

Die Reflexe, welche diese Zellen dem Rückenmark übertragen, sind von vielerlei Art; denn ihre Dendriten verästeln sich in verschiedene Richtungen.

Ihre Anordnung läßt aber vermuten, daß sie überwiegend viszerale Reflexe und vielleicht auch Trigeminusreflexe übertragen.

Eine zweite Gruppe solcher Reflexzellen, der *Nucleus reticularis medius* (Fig. 298: B) liegt auf dem Niveau des Vestibulariseintrittes.

Ihre Zellen sind größer und in zwei Schichten, einer *dorsalen* und einer *ventralen*, angeordnet.

Unter den *ventralen* Zellen können eine oder zwei als wirkliche Riesenzellen bezeichnet werden.

Auch ihre Dendriten weisen eine Verästelung nach mehreren Richtungen auf, sogar stärker noch als die Vagusgruppe.

Einige Axonen dieser Zellen kreuzen, die meisten ziehen in dem gleichseitigen Fasciculus longitudinalis centralis zum Rückenmarke.

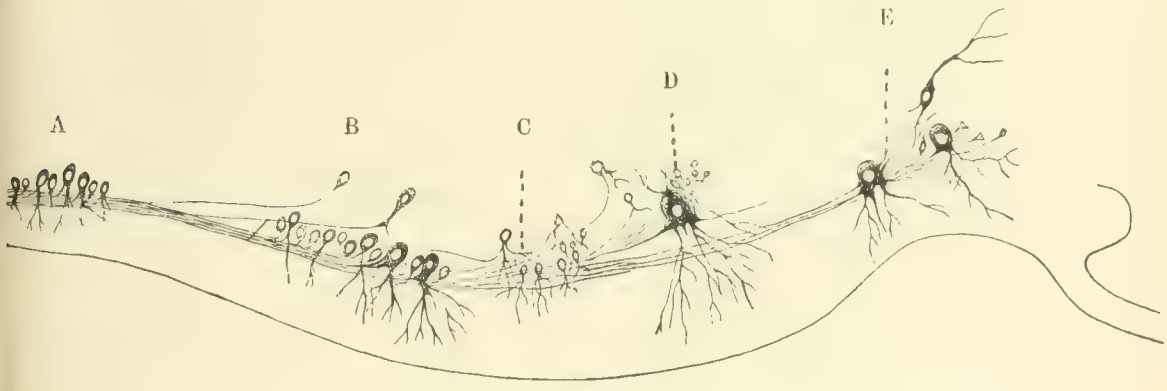


Fig. 298. Die retikulären Elemente und Müllerschen Fasern und ihre Anordnung zum zentralen Längsbündel bei der Larve von Petromyzon, n. TRETJAKOFF.

A = Nucl. reticularis inferior.
B = Nucl. reticularis medius.
C = Trigeminale Gruppe } Nucl. retic. super.
D = Isthmus Gruppe }
(die zwischen C und D liegende dorsalere Zelle liegt in dem Areal des Trochlearis Kernes, vergl. Fig. 167).
E = Nucl. reticularis mesencephalicus.

Die *dorsale* Vestibularisgruppe besteht aus nur zwei Zellen.

Die eine Zelle liegt direkt hinter dem motorischen Facialiskern, die andere direkt vor diesem Kern. Beide sind Riesenzellen, deren Dendriten sich über ein großes Areal ausbreiten und deren Achsenzylinder sich in das zentrale Längsbündel begibt bis zu der Schwanzregion des Markes.

Eine dritte Gruppe viel kleinerer Zellen (Fig. 298: C) liegt direkt vor

dem motorischen Trigeminuskern, auf dem Niveau des sensiblen V-Eintrittes und wäre als trigeminale Gruppe zu bezeichnen. Ihre Dendriten verbreiten sich mehr in dem lateralen als in dem ventralen Gebiet der Oblongata, und ihre Axonen verlaufen in dem zentralen Längsbündel *derselben Seite* rückwärts. Auch von diesen Zellen nehmen bereits einige bei Petromyzon eine ventralere Lage ein.

Als *Isthmusgruppe* (Fig. 298 D) lassen sich einige sehr große retikuläre Elemente (die größten des ganzen Gehirnes) bezeichnen, welche ungefähr auf dem Niveau des Trochleariskernes, etwas ventral davon, liegen (vergl. auch Fig. 167).

Die trigeminale und Isthmus-Gruppe retikulärer Zellen können als *Nucl. reticularis superior* zusammengefaßt werden.

Da die Dendriten dieser Zellen sich teilweise in dem Areal des Trochleariskernes und des Oculomotoriuskernes verästeln, übermitteln diese Zellen vielleicht dieselben Reize wie die, welche die genannten Augenmuskelkerne treffen, und dürften sie also eine Koordination zwischen Augenstellung und Körperstellung verwirklichen.

Ähnliches darf wohl von der Mittelhirngruppe der Müller'schen Zellen (*Nucleus reticularis mesencephalicus*) gesagt werden, die in der Nähe des Oculomotorius kernes anfängt und sich bis hinter das Niveau der Commissura posterior ausdehnt [1]).

Sie enthält neben kleineren auch sehr große Zellen, deren Dendritenverästelung eine solche ist, daß man den Eindruck erhällt, daß sie auch optische Reize übermittelt.

Auch ihre Achsenzylinder verlaufen *gleichseitig* bis in die Schwanzregion des Rückenmarkes, wo sie mit den Achsenzylindern der großen Zellen der Nuclei reticulares superior und medius die Müllerschen Fasern bilden, welche ich in dem Kapitel über das Rückenmark (Fig. 58 und 59) besprochen habe, und von denen nur wenige (aus der Vestibularisregion) kreuzen.

Da ihre Achsenzylinder auch Kollateralen in die Augenmuskelkerne schicken, vermitteln diese Zellen warscheinlich die Koordination der Augen- und Schwanzmuskeln auf optische und damit korrelierte Reize.

Die retikulären Zellen der **Plagiostomen** weisen bereits andere topographische Verhältnisse auf.

Auf gewissen Distanzen von einander getrennt, findet man fast an der ganzen Länge des zentralen Langsbündels entlang, und auch ventrolateral davon, große multipolare Zellen, welche nicht zu den motorischen Wurzelzellen gehören, sondern als retikuläre Zellen zu betrachten sind.

Die retikulären Elemente des Vagusareales zeigen sich jedoch sehr

[1]) Man kann sie wieder in kleinere Gruppen verteilen (Herrick), wovon die dorsalste eine Erhebung des S. limitans hervorruft. (Vergl. Fig. 411.)

zahlreich und sind ventral in der Raphe angehäuft. Sie können dort so zahlreich sein, daß man von einem wirklichen Kern: dem *Nucleus reticularis inferior*, reden kann (v. HOEVELL), der sich nicht nur in der Raphe, sondern auch seitlich davon guirlandenförmig unter dem Fasc. long. centralis ausdehnt. Diese Zellgruppe ist sowohl kaudal als frontal ziemlich scharf abzugrenzen (Fig. 299).

Auch auf frontaleren Niveaus gibt es spezielle Anhäufungen und zwar auf denselben Querebenen, wo bei Petromyzon Gruppen retikulärer (MÜLLERscher) Zellen gefunden werden: dem Niveau des VIII-Eintrittes (*Nucl. reticularis medius*), dem trigeminalen und prätrigeminalen (Isthmus) Niveau (*Nucleus reticularis superior*) und schließlich in der Basis des Mittelhirnes.

Die Octavusgruppe, Fig. 300, weist nur sehr wenig Zellen in der

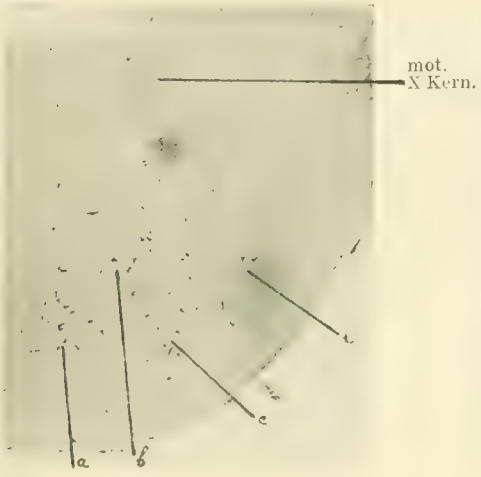


Fig. 299. Die retikulären Elemente in dem unteren Oblongatagebiet (Nucl. reticularis inferior) eines Rochen, n. VAN HOEVELL.

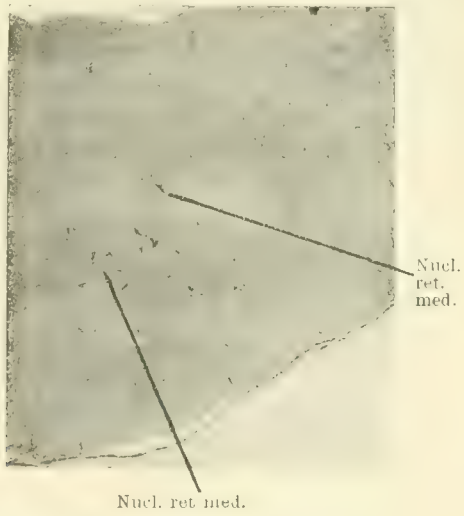


Fig. 300. Die retikulären Elemente in der Octavusregion (Nucl. reticularis medius) eines Rochen, n. VAN HOEVELL.

Raphe auf. In diesem Areale liegen die retikulären Elemente hauptsächlich seitlich von der Raphe, also bilateral geordnet, und bleiben ziemlich dorsal nahe dem lateralen Rande des Fasciculus longitudinalis centralis, wo auf jeder Seite 6—8 solcher Zellen in einem Schnitt gefunden werden können.

Einige Zellen bilden jedoch eine mehr ventrolatere Gruppe, welche offenbar mit eintretenden Vestibularisfasern in Verbindung steht, für welche sie ein reflektorisches Zentrum darstellen. Aus ihnen geht ein deutliches, seitlich von dem zentralen Längsbündel verlaufendes Bündel hervor (Fasc. medianus STIEDA's), welches bis weit hinunter ins Rückenmark verfolgt werden kann.

Frontal von dieser Region vermindert die Zahl der retikulären Ele-

mente wieder, um auf dem Niveau des motorischen Trigeminuskernes und namentlich etwas frontal davon wieder eine Vermehrung zu erfahren: *Nucleus reticularis superior* (Fig. 301).

Auch die Zellen dieses retikulären Kernes (wenn man den Ausdruck Kern hier überhaupt gebrauchen darf) liegen in derselben Weise geordnet, seitlich von der Raphe (nicht in der Raphe).

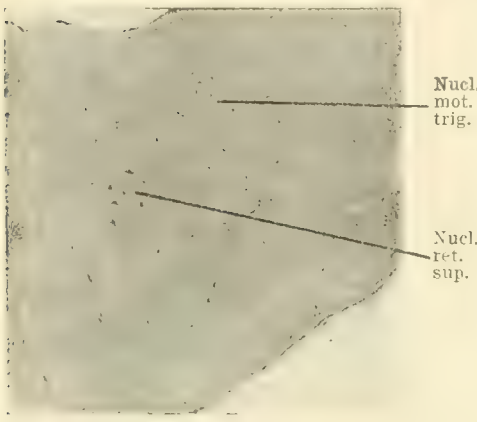


Fig. 301. Der Nucleus motor. Trigemini und Nucleus reticularis superior eines Rochen (Raja clavata) n. VAN HOEVELL.

Sie beschränken sich hauptsächlich auf das obere Drittel des Querschnittes.

Frontal von dem *Nucleus reticularis superior* vermindert sich die Zahl dieser Zellen wieder, ohne jedoch gänzlich aufzuhören.

In der Basis des Mittelhirnes tritt jedoch, seitlich von den Oculomotoriuswurzeln und frontal davon, wieder eine größere Anzahl solcher Zellen zum Vorschein, welche als *Nucleus reticularis mesencephali* bezeichnet werden können.

Die frontalsten und dorsalsten dieser Elemente dehnen sich vor dem Oculomotoriuskern aus in den kaudalen Abschnitt der Commissura posterior-Fasern und dürften den Zellen des sog. Nucl. interstitialis der höhern Tiere verwandt sein, welche ihre Axonen ebenfalls in den Fasc. long. centralis kaudalwärts schicken.

Bei den **Teleostiern,** wo fast alle Elemente des Nervensystems eine umschriebenere Anordnung aufweisen, sind auch die retikulären Elemente in schärfere Gruppen gesondert und ist ihre Anordnung nach gewissen sensiblen Reflexzentren ausgesprochener (Fig. 302).

Die hintere Gruppe *Nucleus reticularis inferior* (N. mot. Tegm. inf. Fig. 302), unterscheidet sich von derjenigen bei den Selachiern dadurch, daß sie einen viel weniger ausgesprochenen Raphekern bildet. In der Raphe kommen hier nur ganz wenig Zellen vor; die meisten liegen seitlich nahe der ventrolateralen Ecke des Fasc. long. centralis und stehen in Verbindung mit sekundären Neuronen der sensiblen Vaguskerne, von denen sie Geschmacksreflexe und taktile Reflexe übermitteln, welche mit der Bewegung des Atemwassers mittels der Flossen zu tun haben dürften, eine Art respiratorisches Zentrum also. Ihre Axonen verlaufen in dem zentralen Längsbündel kaudalwärts.

Eine zweite Gruppe erstreckt sich bis in die Nähe des Facialiskernes,

wo sie auch Reflexe des Octavo-Lateralis-Gebietes übermitteln (BARTELMEZ) dürfte.

Letztgenannte Funktion fällt übrigens namentlich zwei Gruppen zu, welche sich findet im Vestibularisareal (Pars postmauthneriana: P. Post M., Fig. 302) und frontal davon (Pars prämauthneriana: P. Pre M., Fig.

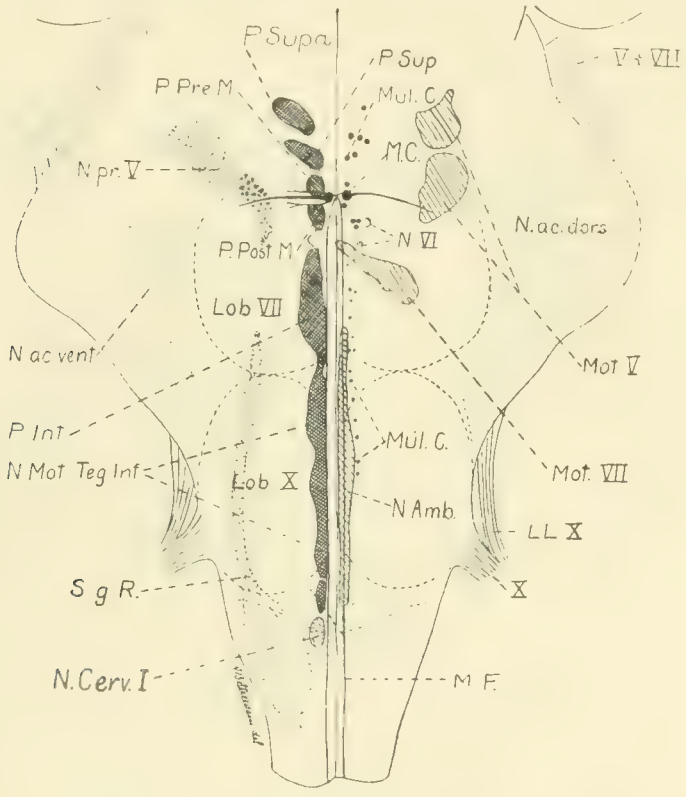


Fig. 302. Projektion der sensiblen, motorischen und retikulären Kerne von Ameiurus in einer horizontalen Fläche n. BARTELMEZ.
Die retikulären Elemente sind gekreuzt schraffiert, die motorischen schräg schraffiert, die sensiblen Areale sind punktiert. — MAUTHNERsche (M. C.) uud MÜLLERsche Zellen (Mül. C.) durch diese Punkte dargestellt.

302). Zwisschen diesen Gruppen liegt die MAUTHNER'sche Zelle, welche in dieser Beziehung von besonderer Bedeutung ist (vergl. S. 388: M. C.).

Von ihren Hauptdendriten steht der laterale (ebenso wie der Zellleib) mit direkten Vestibularisfasern in Verbindung, während die ventralen Dendriten sich namentlich in die Richtung des sensiblen Trigeminuskernes begeben, teilweise auch in Verbindung stehen mit Axonen der ventralen Vestibulariskerne und mit optischen Reflexfasern.

Die hinter der MAUTHNERschen Zelle gelegenen retikulären Zellen haben etwa dieselben Verbindungen wie der untere ventrale Dendrit der MAUTHNERschen Zelle und stehen hauptsächlich mit den ventralen Kernen der

Area statica in Verbindung. Sie entsprechen wahrscheinlich (mit den Zellen in der Nähe des Facialiskernes) dem *Nucleus reticularis medius* der Haie.

Die vor der MAUTNER'schen Zelle gelegenen retikulären Elemente haben dieselben Verbindungen wie der obere ventrale Dendrit der MAUTHNERschen Zelle und stehen hauptsächlich mit dem Hauptkern des Trigeminus und mit zerebello-motorischen Fasern in Verbindung (BARTELMEZ).

Fig. 303. Mauthnerzelle eines jungen Lachses,
n. BARTELMEZ.
F. L. M. = Fasciculus longitudinalis medialis (= centralis);
Ax. = Axon; *Ax. Cp.* = Axonkappe; *Nucl. D.* = DEITERS-kern.

Sie entsprechen teilweise der trigeminalen Gruppe der Plagiostomen.

Die vorderste Gruppe von retikulären Zellen der Oblongata (Pars. sup. Fig. 302) dehnt sich auch bei den Teleostiern bis frontal von dem Trigeminusniveau aus und dürfte der Isthmus-Gruppe der Plagiostomen entsprechen, welche ich als *Nucleus reticularis superior* bezeichnete.

Bei den Teleostiern weist sie (BARTELMEZ) Verbindungen mit Kollateralen der *lateralen Schleife* auf, eine wichtige Tatsache, im Zusammenhang mit der weitern phylogenetischen Entwicklung dieser Gruppe und der Schleife (siehe bei den Reptilien, S. 583 und den Säugern, S. 589 und 590).

Auch die Mittelhirnbasis der Teleostier enthält große retikuläre Elemente, namentlich direkt frontal von dem Niveau des Oculomotoriuskernes

in ähnlicher Anordnung wie bei den Plagiostomen: *Nucl. reticularis mesencephalicus.*

Die Axonen dieser Zellen übermitteln wahrscheinlich überwiegend Opticus-Reflexe, vielleicht auch solche vom Kleinhirnbindearm, und verlaufen größtenteils nach hinten in oder neben dem zentralen Längsbündel.

Die retikulären Elemente der **Amphibien** sind uns teilweise bekannt durch die Untersuchungen Beccari's und Herrick's, welche aber hauptsächlich larvale Zustände studierten.

Eine besondere Gruppierung wurde hier bis jetzt nicht durchgeführt und ist wahrscheinlich kaum durchführbar.

Unter den retikulären Elementen ist — bei den *geschwänzten* Amphibien — die Mauthnersche Zelle auffallend, deren Axon, wie bei den Teleostiern, gekreuzt in dem zentralen Längsbündel kaudalwärts läuft und erst in der Schwanzregion des Rückenmarkes endet.

Ihr dorsaler Dendrit, vielleicht dem lateralen Dendriten der Mauthnerschen Zelle der Teleostier homolog, dehnt sich in dem Areal der Lateraliswurzelfasern aus, während mediale Dendriten sich mit Fasern und Kollateralen des Fasc. long. centralis in Verbindung stellen und ventrale Dendriten sich zwischen andern Systemen der Oblongata verästeln (Tr. tecto-bulbaris und Tr. spino-bulbaris).

Bei den *ungeschwänzten* Amphibien fehlt die Mauthnersche Zelle.

Ob sie während der larvalen Lebensperiode des Frosches, wenn dieses Tier noch geschwänzt ist, auftritt, ist unbekannt.

Auch bei den Amphibien weist die Mittelhirnbasis unterhalb des Oculomotoriuskernes große polygonale Elemente auf, denen sicher die Bedeutung von Schaltzellen zukommt. Ihre genauen Verbindungen sind indessen unbekannt.

Fig. 304. Nucl. reticularis inferior von Alligator sklerops n. v. Hoevell.

Viel deutlicher als bei den Amphibien ist die Anordnung der koordinatorischen Zellen bei den **Reptilien,** wo sie uns durch Van Hoevell's Untersuchungen bekannt ist.

Ich demonstriere ihr Verhalten an den Abbildungen, welche dieser Untersucher vom Alligator gab.

Die hintere Gruppe, welche in Fig. 304 dargestellt ist: der *Nucl. reticularis inferior*, weist wieder, wie bei den Plagiostomen, in der Raphe einen Kern auf, der sich auch seitlich von der Raphe guirlandenförmig in dem ganzen Vagus-Areal ausdehnt. Ob die lateralste Zellgruppe (Fig. 304 l) auch zu diesen Zellen zu rechnen ist, ist fraglich. Wir wissen nämlich, daß die Axonen des eigentlichen Nucl. reticularis inferior zu dem zentralen Längsbündel aufsteigen und dann darin einen absteigenden Verlauf zum Rückenmark nehmen, während der Verlauf der Axonen der lateralen Zellgruppe nicht bekannt und es wohl möglich ist, daß diese Zellen eine Vorstufe des *lateralen Kernes* der Säuger bilden, welche in den antero-lateralen Trakt der Oblongata eingeschaltet ist und deren Axonen an dem ventro-lateralen Oblongatarand *aufsteigen*.

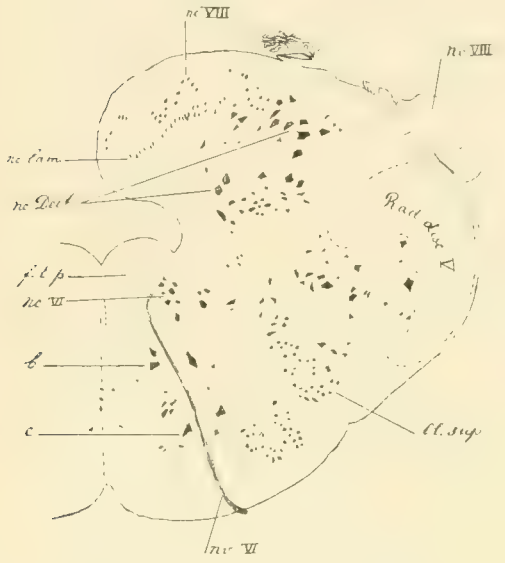


Fig. 305. HnCl. reticularis medium (*b* und *c*) und sonstige zelluläre Elemente in der Oblongata von Alligator sklerops n. VAN HOEVELL.

Der untere magnozelluläre retikuläre Kern vom Alligator ist durchsetzt mit, oder besser gesagt, umgeben von parvozellulären Elementen, welche von den Reptilien an sich mehr und mehr den großzelligen retikulären Kernen zufügen: eine Eigentümlichkeit, die namentlich bei den Säugern sehr ausgeprägt wird und nicht nur für die retikulären Kerne gilt, sondern auch — wie wir bereits sahen (S. 544 und 545), die motorischen Wurzelkerne betrifft.

Etwa auf dem Niveau der Glossopharyngeuswurzel scheint eine Lücke vorzukommen in den retikulären Elementen, welche dort wenigstens viel spärlicher sind. Erst frontaler kommen wieder große polygonale Elemente zum Vorschein, welche jetzt aber nicht mehr in der Raphe, sondern aus-

Fig. 306. Na. reticularis superior bei Alligator sklerops n. VAN HOEVELL, (vergl. auch Fig. 255, die eine etwas kaudalere Ebene darstellt).

schließlich daneben angeordnet sind, neben den Wurzeln des N. abducens, Fig. 305, auf dem Niveau des Vestibulariseintrittes (*Nucleus reticularis medius*).

Diese Anordnung bleibt so bis in das Gebiet des Trigeminuskernes, aber in dem prätrigeminalen Gebiete weist ein Teil der Zellen (Fig. 306: b. ventr.) eine deutliche ventrolaterale Verlagerung in der Richtung des vordern Abschnittes der Oliva superior und der lateralen Schleife auf.

Wir haben bereits bei den Teleostiern (S. 580) gesehen, daß die vorderste retikuläre Zellgruppe dort zahlreiche Kollateralen von der lateralen Schleife erhielt. Es kann uns also nicht wundern, daß bei der ventrolateraleren Verlagerung, welche diese Schleife bei den Reptilien aufweist, auch ein Teil der unter ihrem Reiz-Einfluß stehenden Zellen des *Nucleus reticularis superior* dieser Verlagerung folgt (Fig. 306).

Fig. 307. Nucleus ruber bei Aligator sklerops n. DE LANGE.

Ich möchte weiter auf den kleinzelligen Raphekern hinweisen, welcher auf dieser Höhe vorkommt, und auf die Anhäufung von retikulären Elementen um die laterale Ventrikelecke, welche Zellen (Fig. 306: nc. loci coer.) obschon sie noch kein Pigment [1]) enthalten, den *Nucleus loci coerulei* der Säuger repräsentieren dürften.

In der Basis des Mittelhirnes haben die großen Elemente, bereits nachweisbar bei Amphibien und Fischen, bei den Reptilien sehr zugenommen und sich zu einem großzelligen Kern angeordnet, welcher lateral von den Oculomotoriuswurzeln liegt (Fig. 307).

Diese Zellen bilden dort den Anfang eines *Nucl. ruber*, der ebenfalls ursprünglich als Koordinationskern zu betrachten ist.

Frontal vom Oculomotoriuskern bilden andere Zellen eine zweite Gruppe, den *Nucleus interstitialis mesencephali* (CAJAL).

Bei andern Reptilien sind die Verhältnisse in einigen Beziehungen anders, der Hauptsache nach jedoch ähnlich.

[1]) Die Anwesenheit von Pigment ist keine Conditio sine qua non für diese Homologie. Auch der Kern der Subst. nigra ist manchmal pigmentfrei.

Die **Vögel** zeigen in dieser Zellordnung ziemlich große Abweichungen von den letztgenannten Tieren.

Der *Nucleus reticularis inferior* ist dort nicht so sehr in der Raphe, als

Fig. 308. Nucleus reticularis inferior von Ciconia alba, n. VAN HOEVELL.

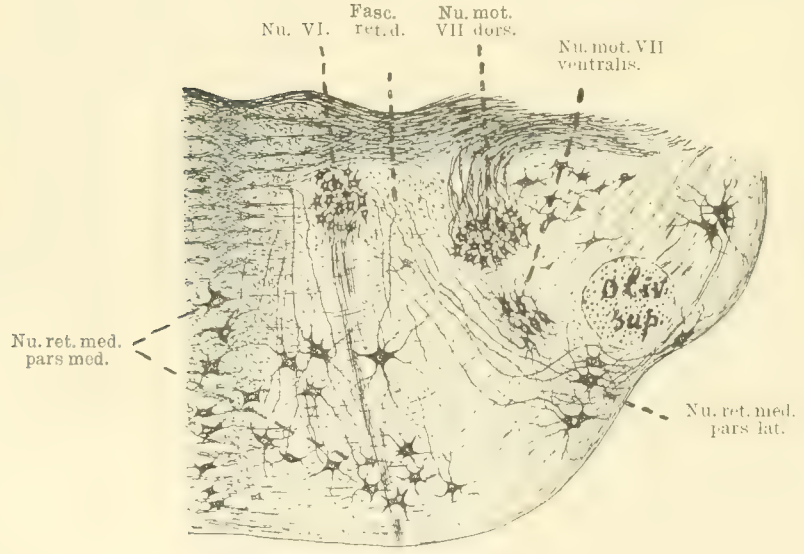


Fig. 309. Nucleus reticularis medius bei Passer domesticus, n. CAJAL.

daneben entwickelt. Außerdem sind die Zellen in der Raphe bedeutend kleiner (Fig. 308).

Die Axonen der großen Zellen verlaufen hauptsächlich gekreuzt (CAJAL), teilweise aber ungekreuzt im zentralen Längsbündel.

Umgekehrt weist der *Nucleus reticularis medius* recht viel große Raphezellen auf, was wir sonst nicht in dieser Region finden.

Die Zahl der retikulären Elemente in dieser Gegend ist überhaupt sehr groß und wird frontalwärts, in dem Gebiete des Facialiskernes, Fig. 309, noch größer.

Dort erhalten die seitlichen Zellen auch eine sehr ventrolaterale Lage in der Nähe der obern Olive. Ihre Achsenzylinder verlaufen nur teilweise in dem zentralen Längsbündel, meistens lateral davon (Fig. 309: Fasc. ret. d,) und scheinen auf derselben Seite kaudalwärts zu ziehen (Tr. homolat. internus).

Der *Nucleus reticularis superior* in den vorderen Trigeminusgebiet ist bei den Vögeln stark entwickelt und weist nur wenige Unterschiede mit dem gleichnamigen Kern des Alligators auf.

Auch seine Axonen bleiben fast gänzlich ungekreuzt und ziehen nicht

Fig. 310. Nucleus ruber des Storches (Ciconia alba), n. DE LANGE.

in, sondern hauptsächlich neben dem Längsbündel kaudalwärts. (Tr. homolat. externus CAJAL's.)

Die magnozellulären Elemente der Substantia reticularis mesencephali sind bei den Vögeln, den Reptilien gegenüber stark vermehrt.

An erster Stelle sind hier die basalen Elemente zu nennen, welche lateral von den Oculomotoriuswurzeln einen wohl umschriebenen Kern bilden, der als *Nucleus ruber* zu bezeichnen ist.

Die Axonen dieses Kernes verlaufen gekreuzt kaudalwärts, aber nicht in dem zentralen Längsbündel oder daneben, sondern in ventro-lateraler Lage: *Fasc. rubro-spinalis.*

Obschon seine Zellen völlig den retikulären Elementen ähnlich sind, und, eingeschaltet in eine zerebello-fugale Bahn, einen koordinatorisch-motorischen Charakter haben, wird der Kern nicht zu den retikulären Kernen gerechnet, namentlich nicht bei den Säugern, wo ein sich den

großzelligen Elementen frontal anschließender parvozellulärer Zusatz Projectionsbahnen zum Vorderhirn schickt.

Bei den Vögeln ist indessen nur der großzellige Abschnitt entwickelt und ist durchaus als ein koordinatorischer Schaltapparat für die Lokomotion zu betrachten.

Diffuser liegen die großen Zellen, welche in einem dorsaleren Niveau seitlich und frontal von dem Oculomotoriuskern gefunden werden und von CAJAL als *Nucleus interstitialis* bezeichnet sind. Die Axonen dieser Zellen schließen sich wohl dem zentralen Längsbündel an. Wahrscheinlich führen sie optische Reflexe.

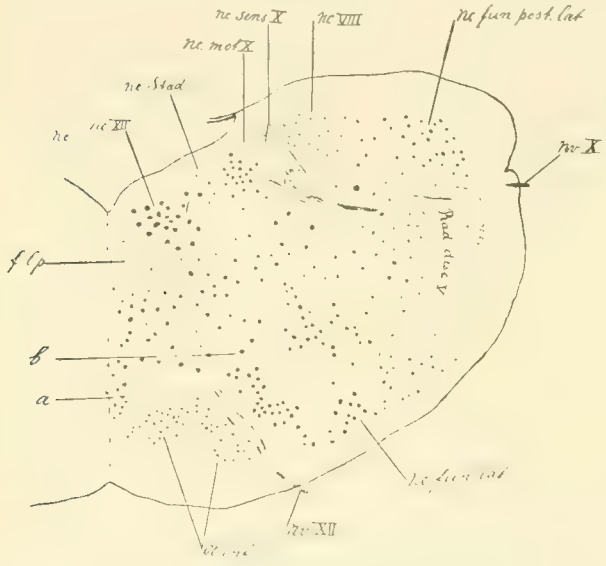


Fig. 311. Retikuläre Zellen und sonstige Elemente im kaudalen Oblongata-Areal von Macropus n. VAN HOEVELL.

Bei den **Säugetieren** gibt es (namentlich in dem Nucl. reticularis superior) ziemlich große graduelle Unterschiede.

Auch bilden die kleinern retikulären Elemente, welche hier viel zahlreicher sind als bei niedern Tieren (gerade wie um und in den motorischen Kernen) allerlei Gruppen, welche nicht immer scharf abzutrennen sind.

Ich gebe die folgende Darstellung an der Hand der Untersuchungen VAN HOEVELL's, von dessen Resultaten ich mich persönlich habe überzeugen können.

Bei Macropus und beim Pferd findet man die großen retikulären Zellen an zwei Stellen besonders stark angehäuft.

Eine Anhäufung liegt im Vagus- und Octavusgebiet. Sie erreicht ihre stärkste Entwicklung an der kaudalen Grenze des VIII-Wurzel-Eintrittes und kann betrachtet werden als eine Verschmelzung des Nucl. reticularis inferior und medius, welche, infolge ihrer Vergrößerung, zusammenstoßen.

Die andere liegt in der Höhe des motor. V-Kernes und frontal davon: Nu. reticularis superior.

Fig. 311 gibt einen Schnitt durch ein kaudales Niveau der Oblongata von Macropus.

Die großen Zellen dieses Gebietes spielen wahrscheinlich eine Rolle bei der *thorakalen Atmung* (vergl. S. 306—308).

Auch sieht man hier noch einen Teil des *Nucleus funiculi lateralis* (oder Nucl. reticularis lateralis), der bereits bei Macropus kräftig entwickelt ist

und seinen größten Umfang hat auf einem etwas kaudaleren Niveau. Inwieweit Zusammenhang besteht zwischen diesen Zellen (welche ihre Axonen frontalwärts schicken) und den übrigen reticulären Elementen dieser Gegend, kann ich nicht sagen. — Vielleicht haben sie eher eine funktionelle Verwandtschaft mit der Olive (ohne dazu zu gehören).

Frontalwärts (Fig. 312) reichen sie bis an den Facialiskern; wahrscheinlich liegen auch zwischen den motor. VII-Wurzelzellen noch retikuläre Elemente.

Ich habe bereits bei der Beschreibung der motorischen Kerne darauf hingewiesen, daß dieselben bei den Säugern mehr als bei den niedern Tieren mit retikulären Elementen vermischt sind, was dadurch bewiesen wird, daß nach Wurzeldurchschneidung nicht alle Zellen eines Kernes zu Grunde gehen, sondern meistens eine Anzahl, oft kleinerer, Elemente bestehen bleibt (s. oben).

Fig. 312. Nucl. reticularis medius von Macropus n. VAN HOEVELL.

Die um die XII-Wurzeln liegenden retikulären Zellen wurden von KÖLLIKER als *Nc. reticularis diffusus* zusammengefaßt, die medial von den XII-Wurzeln liegenden Zellen von OBERSTEINER als *Nc. funiculi anteriores*, von MISSLAWSKI und v. BECHTEREW als *Nc. respiratorius* bezeichnet. Letztgenannter Name, welcher darauf beruht daß die Reflexbahnen der thorakalen Atmung (S. 306—308) hier entstehen dürften, ist aber irreführend, weil dies sicher nicht das einzige und wichtigste Athmungszentrum ist.

Die großen, in der Höhe des VIII-Eintrittes und kaudal davon vorkommenden Zellen sind von ROLLER beschrieben worden und werden daraufhin von den meisten Autoren als *Nc. centralis inferior* ROLLER bezeichnet.

Die Zusammenfassung der Riesenzellen des Octavusgebietes in einen absonderlichen Kern als Nucleus reticularis medius, — wenn auch diese Zellen deutlich größer sind als die auf dem Vagus-Hypoglossus-Gebiet vorkommenden größten retikulären Zellen, (Nucl. retic. inferior) ist hier nicht scharf durchführbar.

Der Übergang zwischen diesen Gruppen ist ein allmählicher.

Die großen retikulären Zellen, die an dem kaudalen Teil des VIII-Wurzel-Eintrittes beim Menschen auftreten, werden von JACOBSOHN als zwei retikuläre Kerne aufgefaßt, die größtenteils durcheinander liegen; seinem Nc. gigantocellularis formationis reticularis und seinem Nc. motorius dissipatus formationis reticularis. Die Unterscheidung macht er allein auf Grund von Zellenstrukturverschiedenheiten, während er angibt, daß die Zellen des Nc. mot. dissip. f. r. im allgemeinen kleiner als die des Nc. gig. f. r. sind. Ich glaube aber, daß kleine und große Zellen sich oft funktionell ergänzen, also zusammen gehören.

Frontal vom Octavus-Wurzel-Eintritt nimmt die Zahl der großen retikulären Zellen ab, um auf der Ebene des motorischen Trigeminus-Kernes wieder zuzunehmen.

In Höhe des motorischen Trigeminus-Kernes und in frontaleren Teilen der Oblongata fand VAN HOEVELL bei Macropus und beim Pferd aber keine Riesenzellen mehr in der Raphe.

Wohl findet man in der Raphe Zellen, die mit den Nuclei pontis zusammenhängen, und noch frontaler, eben hinter dem Corpora quadrigemina, einen kleinzelligen Raphekern. Über all diese Zellen, welche wahrscheinlich einen anderen Ursprung und eine andere Bedeutung haben, siehe unten.

Die großen retikulären Zellen in dem trigeminalen, Fig. 313, und prätrigeminalen Gebiet, Fig. 314 *A* und *B*, *Nucleus reticularis superior*, zeigen bei allen von uns untersuchten Säugetieren — ausgenommen Phocaena — eine Eigentümlichkeit in ihrer Anordnung.

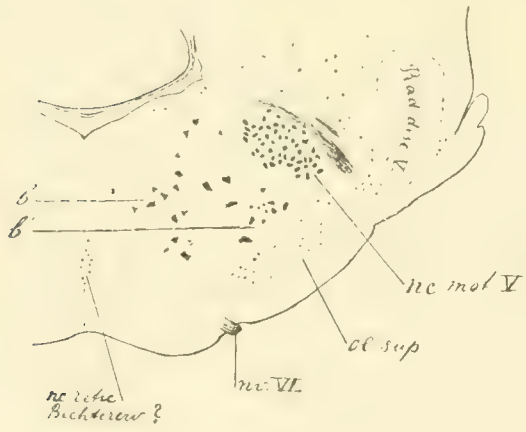


Fig 313. Nucl. reticularis superior des Pferdes, nach v. HOEVELL.

Die Zellen scheiden sich hier nämlich, wie bereits bei den Reptilien (Fig. 306) angedeutet war, mehr oder weniger deutlich in zwei Gruppen, von denen die eine dorsaler in dem Bulbus liegen bleibt, während die andere, in ventrolateraler Richtung wandert und sich gegen die laterale Schleife legt.

Bei Macropus hängen die zwei Gruppen noch deutlich zusammen, wie bei den Reptilien. Bei andern Tieren, u. a. beim Kaninchen, fand VAN HOEVELL aber eine etwas weiter geschrittene Trennung.

Beim Pferd ist diese Verschiebung am deutlichsten; dort kommen die retikulären Zellen sogar teilweise zwischen den Fasern der lateralen Schleife vor.

Die großen retikulären Zellen sind dort völlig in zwei Gruppen gespalten. Die ventrolaterale Gruppe hat eine Lage gegen den und in dem medialen Rand der lateralen Schleife. Wo (auf frontalerem Niveau)

der Durchschnitt dieser Schleife etwas dorsaler in dem Schnitt vorkommt. liegen diese Zellen gleichfalls dorsaler; vergleiche Fig. 314 A mit B).

In Fig. 314 ist die Ausbreitungsgrenze der Nuclei pontis durch eine gestrichelte Linie angegeben. In der Nähe der Raphe sieht man eine dorsale Vorwölbung der Nuclei pontis durch die gestrichelte Linie angegeben. Bei dem Pferd sind die Zellen dieser Gruppe nicht scharf von den übrigen Zellen der Nc. pontis zu trennen. Bei einigen Tieren jedoch, z.B. Kaninchen, und vor allem Phocaena, unterscheiden sich die Zellen dieser dorsalen Gruppe so deutlich von den übrigen Nc. pontis, und gehen davon solche eigentümlichen Ausläufer in lateraler und dorsolateraler Richtung aus, daß die Zellengruppe warscheinlich eine besondere Bedeutung hat (Nucl. reticularis BECHTEREW, Fig. 314 A).

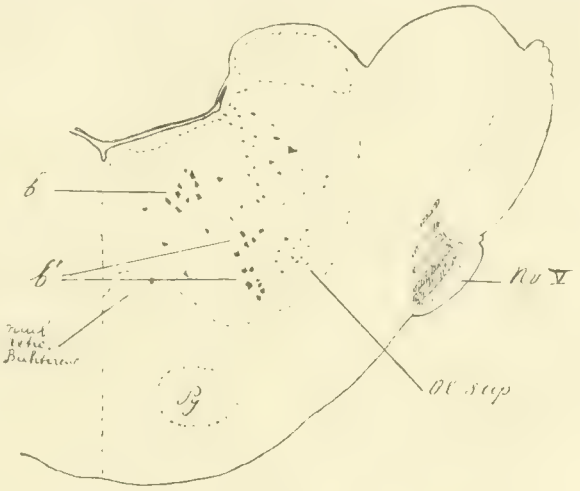


Fig. 314 A.

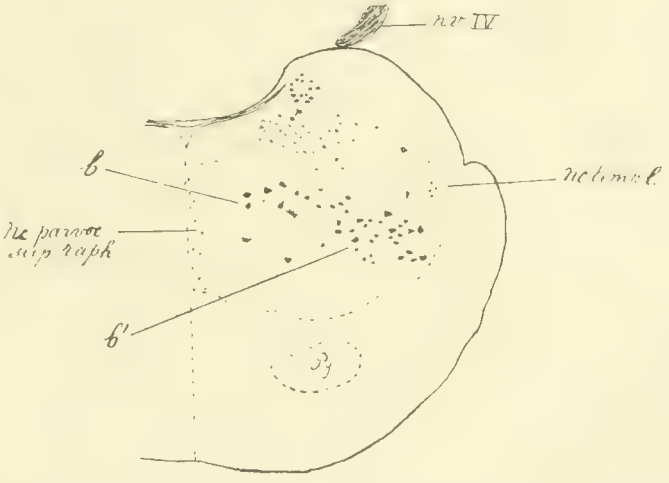


Fig. 314 B.

Fig. 314. Frontale Schnitte (der untere frontaler) durch den Nucleus reticularis Superior des Pferdes n. VAN HOEVELL.

Die ganze Reihe der großen Elemente des trigeminalen und prätrigeminalen Gebietes der Oblongata möchte ich mit BECHTEREW unter einen Namen zusammenfassen: *Nucleus reticularis superior*, der dann nach VAN HOEVELL wieder in einen *Nc. superior centralis s. dorsalis (b)* und einen *Nc. superior ventro-lateralis (b¹)* eingeteilt werden kann [1]).

Auch bei der Katze und beim Menschen kommt eine Sachlage vor, welche prinzipiell hiervon nicht sehr abweicht.

[1]) Der Nc. sup. dorsalis s. centralis entspricht dem *Nc. centralis sup. lat.* (BECHTEREW), während der Nc. sup. ventro-lateralis dem *Nc. tegmenti later.* von KÖLLIKER entsprechen würde (beim Menschen beschrieben zwischen dem Lemniscus lat. und den Brachia

Nur bei Phocaena fanden wir ein primitveres Bild, da hier eine Spaltung des Nucleus reticularis superior in eine dorsale und ventrolaterale Gruppe (resp. b und b[1]) nicht gefunden wurde. Die Zellen liegen hier gleichmäßiger durch die Formatio reticularis verbreitet, in der Hauptsache dorsaler in dem Bulbus, was wahrscheinlich mit der größern dorsalen Ausdehnung der lateralen Schleife bei diesem Tiere zusammenhängt.

Daß also die latero-ventrale Verlagerung eines Abschnittes des Nucl. reticularis superior durch ihren funktionellen (neurobiotaktischen) Zusammenhang mit der lateralen Schleife bedingt wird, geht aus der ganzen Phylogenese dieser Zellmassen hervor und auch aus der Tatsache, daß da, wo die Schleife (auf frontaleren Ebenen) eine dorsalere Lage einnimmt, dies

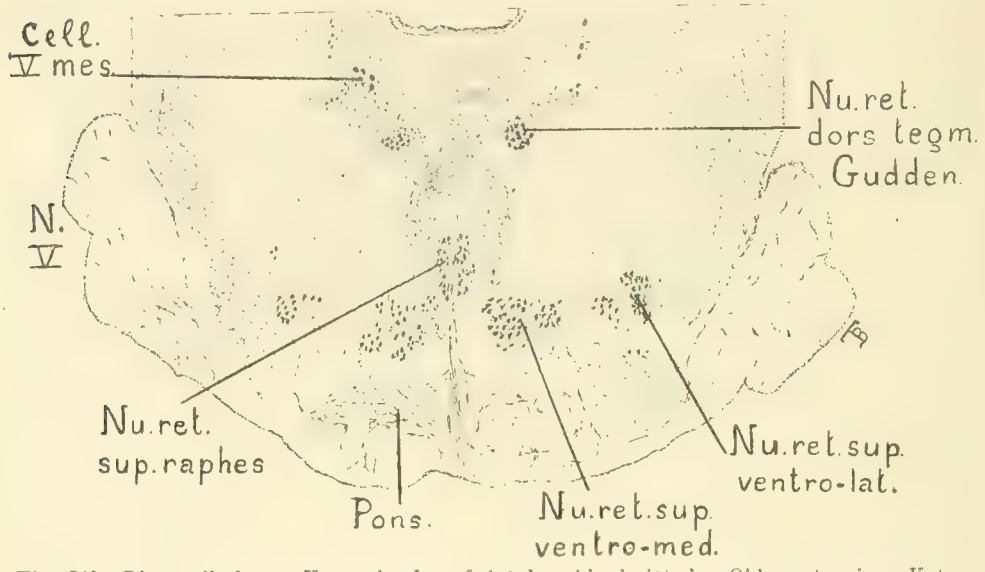


Fig. 315. Die retikulären Kerne in dem frontalen Abschnitt der Oblongata einer Katze.

auch mit diesen Zellen der Fall ist (vergl. Fig. 314 A und B). Der Name, der von KOHNSTAMM diesen Zellen gegeben wurde: *Nucl. paralemniscalis*, trifft denn auch sehr gut zu.

Auch unter den retikulären Kernen des *Mittelhirns* sind bei den Säugern verschiedene wohl definierte Gruppen zu unterscheiden.

Als kaudalste Gruppe ist hier eine Zellanhäufung zu erwähnen, welche wir bei den Reptilien und Vögeln nicht vorfanden, (ebenso wenig wie die Bahn, welche damit in Verbindung steht: der Tr. mammillo-tegmentalis dorsalis). Ich meine den *Nucleus reticularis dorsalis tegmenti* v. GUDDEN's.

Diesen Kern (Fig. 315) welcher aus ziemlich großen Zellen besteht,

anteriora) Der von KOHNSTAMM beim Kaninchen beschriebene *Nucl. paralemniscalis inferior* (medial gegen die Lemn. lat. gelegenen Zellen) ist unserm Nc. reticularis sup. ventrolateralis analog.

findet man etwas kaudal vom Trochleariskern in engem Anschluß an das hintere Längsbündel, wo er (namentlich bei der Katze) einen scharf umschriebenen Kern bildet, oberhalb des Fasciculus longitudinalis centralis, nahe der Raphe.

Die Dendriten dieser Zellen verästeln sich teilweise in dem Kern selber, teilweise begeben sie sich zwischen die Fasern des zentralen Längsbündels.

Ihre Funktion scheint daher eine scharf umschriebene zu sein. Wahrscheinlich gesellen sich ihre Axonen dem Längsbündel zu, oder ziehen dorsal davon kaudalwärts.

Der Kern erhält seine Reize von dem obengenannten Tr. mammillotegmentalis dorsalis oder dem GUDDEN'schen Bündel. Er dürfte auch mit dem sog. ventralen Tegmentumkern GUDDEN's in Verbindung stehen, welcher durch das zentrale Längsbündel von ihm geschieden ist.

Nach WINKLER erhält der GUDDEN'sche Kern von hinten her Fasern aus den Geschmackskernen. Falls sich die bestätigen sollte, wäre der Kern ein Koordinationszentrum von Geruch- und Geschmacksreizen.

Die kleinzelligen retikulären Elemente, welche sich bei den Säugern dorsal vom Trochleariskern anhäufen, (sowie diejenigen in der Nähe des Oculomotoriuskernes) habe ich bereits bei der Behandlung dieser Kerne erwähnt.

Im *Mittelhirn* finden wir zwei andere Gruppen von großzelligen Elementen, den *roten Kern* und die *Kerne des zentralen Längsbündels*, welche ich eingehender beschreiben und abbilden werde in dem Kapitel über das Mittelhirn und Zwischenhirn. Hier sei nur erwähnt, daß die phylogenetische Entwicklung des roten Kernes bei den Säugern namentlich von HATSCHEK studiert worden ist, dessen Resultate in voller Übereinstimmung sind mit den oben erwähnten Daten DE LANGE's bei den niedern Vertebraten, insofern sich dabei herausstellte, daß dieser Kern bei den niedern Säugern (Didelphys, Macropus) noch fast nur aus sehr großen, reichlich mit großen Dendriten versehenen Elementen besteht, welche durchaus den Charakter der großen retikulären Zellen tragen.

Auch bei den Edentaten fand ich diesen großzelligen Charakter sehr ausgeprägt.

Bei den höhern Säugern und namentlich beim Menschen (Fig 200 B) wird dieser anfänglich bloß magnozelluläre Kern durch eine Anzahl kleinerer Zellen kompliziert.

Obschon wir diese Tendenz bei allen retikulären und motorischen Kernen wahrnehmen können, hat dieser Prozeß beim roten Kern einen besonderen Charakter, indem beim Menschen die kleineren Elemente den größten Abschnitt desselben bilden.

Diese Erscheinung hängt damit zusammen, daß der Charakter des roten Kernes als Anfangsstation einer relativ einfachen Koordinationsbahn, dem *Tr. rubro-spinalis*, allmählich von der Rolle übertroffen wird, welche

der Kern für die Projektion der zerebellären Eindrücke auf das Großhirn erfüllt, welche namentlich von den kleineren Elementen übermittelt werden.

Diese Rolle wird schließlich so überwiegend, daß die Einfügung des roten Kernes unter die retikulären Kerne nur noch auf Grund seiner phylogenetischen Abstammung aufrecht zu erhalten ist. Der Hauptsache nach ist der Kern bei den Primaten ein Projektionskern für die Großhirnrinde (S. weiter Kap. VIII).

Der Kern empfängt aber nach wie vor zuführende Reize aus dem Zerebellum mittelst des vordern Bindearmes (vergleiche das Kapitel Kleinhirn).

Viel mehr wird der Charakter retikulärer Elemente beibehalten von den großen Zellen, welche in dem dorsalen Abschnitt der Mittelhirnbasis frontal vom Oculomotoriuskern liegen und deren Axonen den Anfang des großen koordinatorischen Systemes des zentralen Längsbündels bilden.

Als frontale Ursprungsstätte dieses Bündels kommt bei den Säugern zunächst in Betracht: der *Nucleus interstitialis* Cajal's.

Dieser Kern bildet sicher den Hauptursprung der frontalsten Fasern dieses Bündels. Seine Zellen liegen seitlich vom Anfang desselben. Sie sind nicht sehr groß, polygonal, und ihre Dendriten verästeln sich zwischen den Fasern der absteigenden tektalen Bahnen und denjenigen der Commissura posterior.

Der Kern von Darkschewitsch (siehe Fig. 297) der früher vielfach als frontalster Ursprungskern von koordinatorischen Fasern des Fasc. longitudinalis centralis beschrieben wurde, gehört vielleicht noch mehr der Commissura posterior zu.

Er steht zwar mit dem zentralen Längsbündel in Verbindung, aber mehr in rezeptorischem als effektorischem Sinne, insofern sich zahlreiche Kollateralen des Längsbündels, vielleicht von aufsteigenden Axonen des Deiterskernes herstammend, zwischen den Zellen des Darkschewitschen Kernes verästelen (Cajal). Indessen ist es keineswegs ausgeschloßen, daß die Axonen des Darkschewitschen Kernes sich sowohl in die Commissura posterior und in das Längsbündel begeben.

Vielleicht spielt der Kern eine Rolle bei bilateral koordinierten Augenbewegungen.

Uebersicht über die retikulären (magnozellulären) Zellen der Oblongata und des Mittelhirnes.

Man findet bei allen Vertebraten in dem Hirnstamme (Oblongata und Mittelhirn) eine Anzahl großer polygonaler Zellen, versehen mit vielen Dendriten, und deren Axonen bedeutende, meist aboral verlaufende effektorische Bahnen, oft in oder neben dem zentralen Längsbündel bilden.

Die Lage dieser Zellen zeigt ursprünglich einen gewissen Paralellismus mit den motorischen Wurzelzentren. Später verlagern sie sich manchmal, teilweise unter Einfluß der Reize, welche sie aufnehmen.

Da sie jedoch mit Reizen sehr verschiedener Herkunft in Verbindung treten, deren „gemeinschaftlichen Endweg" [1]) sie bilden, werden sie selten an einer Stelle angehäuft, sondern verbleiben meistens in diffusen Gruppen, deren Dendriten sich in mannigfacher Richtung weit ausdehnen.

Bei höhern Tieren werden sie mit zahlreichen kleinern Elementen kompliziert, gerade wie die primär motorischen Zentren.

Eine hintere Gruppe *(Nucleus reticularis inferior)* findet sich im Vagusareal, anfänglich (bei den Zyklostomen) dorsal in der Fortsetzung der spino-okzipitalen Säule des Rückenmarkes.

Eine zweite Gruppe findet sich auf dem Niveau der Octavus- und der Facialiswurzel, ursprünglich ebenfalls in dorsaler Lage *(N. reticularis medius)*.

Eine dritte wird auf dem trigeminalen und praetrigeminalen Niveau gefunden *(Nucleus reticularis superior)*, und schließlich finden sich solche Elemente in der Umgebung des Oculomotoriuskernes *(Nucleus reticularis mesencephalicus)*.

Die Mehrzahl der Axonen dieser Zellen hat einen ungekreuzten aboralen Verlauf.

Die Veränderungen, welche jene Zellgruppen in der Phylogenese aufweisen, sind nun folgende:

Der *Nucleus reticularis inferior* wird bei fast allen Tieren zu einem medio-ventralen Kern, der teilweise in der Raphe, teilweise daneben liegt, und übermittelt Reize, welche ihm mittels Bogenfasern der viszero-sensiblen Kerne und des Trigeminus übertragen werden und die wahrscheinlich, mit der Atmung zu tun haben. Die Lage in der Raphe ist am deutlichsten ausgeprägt bei den Plagiostomen, Reptilien und Säugern, weniger typisch bei (Zyklostomen) Teleostiern und Vögeln.

Der *Nucleus reticularis medius* empfindet bei den Fischen hauptsächlich den Einfluß der vestibulo-lateralen Fasern und deren Kerne, sowie der zerebello-motorischen und tekto-bulbären Faserung.

Er geht damit durch große Dendriten und auch teilweise durch Zell-

[1]) „Final common path" (SHERRINGTON).

verlagerung sehr intime Verknüpfungen ein, welche der Übertragung der genannten Reflexe auf kaudale Gebiete offenbar dienstbar sind.

Unter diesen Zellen differenziert sich ein Paar, die MAUTHNER'schen Zellen, in ganz besonderer Weise im Dienste des Octavo-lateralis Systemes und optischer Reflexe auf die Schwanzmuskulatur bei allen wasserlebenden (geschwänzten) Tieren.

Ihre Dendriten zeigen deutlich den neurobiotaktischen Einfluß gewisser Systeme, namentlich der Vestibulariswurzeln.

Die Zellen des *Nucleus reticularis superior* erfahren namentlich den Einfluß (BARTELMEZ) des lateralen Lemniscus, womit sie bereits bei den Teleostiern Verbindungen eingehen und dessen Einfluß sie auch dadurch zeigen, daß sie die ventrolaterale Verlagerung, welche diese Lemniscusfasern bei den Reptilien und namentlich bei den Säugern aufweisen, mitmachen, offenbar von deren Reizen beherrscht (Nucleus paralemniscalis: KOHNSTAMM's).

Die *retikulären Zellen des Mittelhirnes* sind von zweierlei Art. Eine Gruppe liegt unterhalb des Oculomotoriuskernes (lateral von dessen Wurzelfasern), eine andere frontal davon.

Die erste Gruppe, bei den Fischen nur noch aus spärlichen Zellen bestehend, bildet sich von den Reptilien an zu einem wohlumschriebenen Kern (der Vorstufe des *Nucleus ruber)* aus, der bei den Vögeln und niedern Säugern noch hauptsächlich aus großen magnozellulären Elementen besteht, bei den höhern Säugern zu einem gemischten Kern parvo- und magnozellulärer Elemente wird. Das aus seinen großen Zellen hervorgehende rubro-spinale Bündel unterscheidet sich zwar von den übrigen retikulären Koordinationssystemen durch seinen ventraleren Verlauf, bildet aber doch auch wie diese einen exquisiten, somatomotorischen Koordinationsweg (zerebellärer Reflexe).

Später wird der Charakter des Nucleus ruber als Retikularkern von der Bedeutung, welche er als Projektionskern für das Großhirn erlangt, übertroffen.

Dieser Charakter wird viel mehr durch die frontal vom Oculomotorius gelegenen Zellen inne gehalten, welche als *Nucleus interstitialis* bekannt sind und zu dem Aufbau des Koordinationssystemes des zentralen Längsbündels erheblich beitragen. Vermutlich übermitteln sie optische Reflexe zum zentralen Längsbündel, während der *Kern von* DARKSCHEWITSCH, ebenfalls in dieser Gegend vorkommend, eine Schaltstation zwischen zentralem Längsbündel und Commissura posterior sein dürfte.

Aus der obigen Darstellung der retikulären Zellen von Oblongata und Mittelhirn geht hervor, daß wir es hier zu tun haben mit sogen. effektorischen Elementen zweiter Ordnung, d. h. ihre Axonen begeben sich nicht wie diejenigen der primär effektorischen Zellen zu den Endorganen selber, sondern sie bilden Bahnen, welche weiter entfernte primär effektorische Zentren koordinatorisch beeinflussen.

Letzteres kann jedoch von mehr Elementen gesagt werden als von den retikulären Zellen, weil auch manche größeren Schaltzellen sensibler Kerne mittels ihrer Axonen mit motorischen Zentren in Verbindung stehen.

Man müßte dan alle diejenigen sekundären Neuronen sensibler Endstätten, deren Axonen die Reflexe derselben auf motorische Zellen übermitteln, als retikuläre Zellen beschreiben.

Als solche kämen dann u. a. auch der Deiterskern und der Nucl. tangentialis des Vestibularissystemes in Betracht, umsomehr, als deren Axonen teilweise auch den gemeinschaftlichen Hauptweg supranukleärer Reize aufbauen. Doch ist solches hier nicht geschehen.

Das Eigentümliche nämlich der retikulären Kerne ist gerade die Tatsache, daß die Reize, welche sie empfangen, meistens sehr zahlreich sind.

So fanden wir, daß die Zellen des Nucleus reticularis medius, nicht *nur* mit Wurzelfasern oder Schaltneuronen des Octavus in Verbindung stehen, sondern auch mit Ausläufern oder Kollateralen des Tr. cerebello-motorius, des Nucleus sensibilis Trigemini, der tektobulbären Bahnen. Sie bilden also einen „gemeinschaftlichen Endweg" für mehrere Reize. Daher auch ihr vielseitiger, weit verästelter Dendritenbau, ihre relativ diffuse Anordnung, die nur in einzelnen Fällen den bestimmenden neurobiotaktischen Haupteinfluß eines speziellen Systems aufweist (wie der Nucleus paralemniscalis).

Sobald ein Kern unter dem alleinigen Einflusse eines oder fast nur eines Systems steht,. wie der Deiterskern und der Nucleus tangentialis dies tun, ist er viel mehr ein sensitivo-motorischer Apparat dieses einzigen Systems geworden und wurde er in dem Kapitel über das rezeptorische System der Oblongata als sensibler reflektorischer Kern eines solchen Apparates beschrieben, wenn auch seine Axonen teilweise entsprechende Wege nehmen, wie diejenigen der nicht spezialisierten, noch mehr primitiven, wirklich retikulären Elemente.

Doch beweist die phylogenetische Entwicklung solcher Systeme, daß diese Spezialisierung meistens nur sekundär ist, und wir finden auch in primitiven phylogenetischen und ontogenetischen Stadien nicht selten ihre Verbindungen meist ausgiebig, wie bei der Beschreibung dieser Systeme bei den Zyklostomen und Plagiostomen auch betont ist.

Man muß sich schließlich fragen, wie es kommt, daß, während die Mehrheit der sekundär effektorischen Zellen eine relativ diffuse Anordnung beibehält, die primär effektorischen Zentren, also die motorischen Wurzelkerne, solche wohlumschriebene Bildungen darstellen.

Gerade die obenerwähnte, physiologisch und anatomisch festgestellte Tatsache der Anwesenheit eines „final common path" bedingt wahrscheinlich diesen Unterschied.

Denn die Tätigkeit der retikulären Zellen, die Reize verschiedener Zentren zu sammeln, ist Ursache, daß der Hauptreflexbahnen für die motorischen Wurzelkerne nur wenige sind, und sich auf zwei Areale zentrieren, nämlich dorsomedial am hintern Längsbündel entlang und (weniger) ventro-lateral nahe der Peripherie.

B. Sonstige Koordinatorische Systeme der Medulla Oblongata.

Die Oliva inferior.

In den retikulären Kernen des Hirnstammes haben wir Systeme kennen gelernt, welche mehrere Reize — verschiedener Art manchmal — den effektorischen Zentren übermitteln.

Wir werden jetzt diejenigen Kerne behandeln, welche zwar auch koordinatorisch tätig sind, welche aber die Reize, die in ihnen zusammenfließen, nicht an effektorische Zentren übertragen, sondern anderen, wieder höher koordinierten Gebieten übermitteln.

Eigentlich sind wir solchen Zentren bereits begegnet — ohne daß es indessen betont wurde — in den Kernen der Hinterstränge, welche in dem Kapitel über das Rückenmark beschrieben wurden als Endstationen der aufsteigenden Hinterstrangfasern; den GOLL'schen und BURDACH'schen Kernen.

Während die sekundären Bahnen der primitiven vitalen Sensibilität — die EDINGER'schen Fasern — welche eine ventro-laterale Lage einnehmen in der Oblongata, auf große Strecken ihre segmentäre Anordnung beibehalten und die sekundären vitalen Reize damit einen segmentären Charakter bewahren, ist dies anders mit den von der medialen Schleife weitergeführten gnostischen (epikritischen) Reizen des Rückenmarks.

Daß in der medialen Schleife eine Koordination der von ihr fortgeführten Reize vorliegt, is nicht nur wahrscheinlich aus der intimen Annäherung der Endigungen in den Kernen der Hinterstränge (die keine segmentären Organe sind: ZEEHANDELAAR), sondern geht auch daraus hervor, daß die Zahl der Fasern der medialen Schleife, welche aus jenen Kernen hervorgehen, diejenige der Hinterstrangfasern übertrifft, sodaß wir notwendiger Weise annehmen müssen, daß die Reize, welche von jenen Fasern weiter geleitet werden, zusammengestellte Systeme sind: Raumorientierungbilder, welche aus feinen Hautempfindungen, Gelenk- und Muskelempfindungen zusammengesetzt, dem Zwischenhirn und — mittels dieses — der Rinde zufließen.

Hieraus läßt sich auch wohl erklären — wie wir in dem letzten Kapitel sehen werden — daß die Körpersensibilität nicht segmentär, sondern vielmehr nach bestimmten Körperteilen auf der Rinde lokalisiert ist.

Ich werde hier aber nicht näher auf diese Kerne eingehen und darauf hinweisen, daß wir wahrscheinlich in einem ganz anderen Gebilde des verlängerten Markes ebenfalls ein koordinatorischen System zu erblicken haben, dessen Koordinationen jedoch nicht dem Zwischenhirn, sondern dem Kleinhirn, dem Koordinationsapparat der Bewegungen kat'exochèn zufließen. Ich meine die *Oliva inferior*.

Das Merkwürdige hierbei ist aber, daß die zuführenden Fasern zu diesem Kern, der bereits bei den Fischen vorkommt — nicht gut bekannt sind.

Wahrscheinlich ist als Ursache desse die Tatsache zu erwähnen, daß es sich dabei größtenteils (CAJAL) handeln dürfte um Kollateralen von Bahnen, deren Hauptfasern an der Olive vorüber ziehen, vermutlich hauptsachlich *Rückenmarksreize* führend, was auch die Entwicklung dieses Kernes auf der Grenze von Rückenmark und Oblongata erklären dürfte.

Auch aus frontalen Ebenen kommende Fasern scheinen der Olive zuzuströmen. Bei den Fischen kommen *tektale Fasern* dafür in Betracht.

Bei den Säugern schreiben einige Autoren dem *Haubenbündel*, einem im Thalamus entstehenden System, diese Rolle zu [1]). JELGERSMA ist geneigt Fasern aus dem Vorderhirn (Corpus striatum) eine der gleiche Rolle bei zu messen.

Bereits bei den Fischen sieht man Fasern in dem ventralsten Abschnitt der Rückenmarksvorderstränge sich innerhalb der Region des Olivengraus fortsetzen, ohne sich darin gänzlich zu erschöpfen.

Bei den Säugern sind solche aus den Vordersträngen des Rückenmarkes aufsteigenden Fasern als *Tr. spino-olivaris* von GOLDSTEIN degenerativ nachgewiesen. Ihre Kollateralen dringen von der ventromedianen, ventrolateralen und dorsomedianen Seite in die Olive ein.

Neben diesen Fasern scheinen mir, bereits bei den Fischen, solche zu bestehen, welche, aus dem Hinterhorn des Zervikalmarkes hervorgehend, an der dorso-lateralen Peripherie des Markes entlang in die Region der Oliven sich verlieren.

Einen ähnlichen Verlauf weisen die *äußern Bogenfasern aus den Hinterstrangkernen* (oder aus dem obern Abschnitt der Hinterstränge??) bei den Säugern auf. Ihre Verbindung mit den Oliven ist jedoch niemals mit Sicherheit nachgewiesen (*Fibrae praetrigeminales*: vergl. S. 214, und 215).

Als abführendes Faserbündel zum Rückenmark ist der HELWEG'sche Tr. olivo-spinalis zu betrachten (vergl. S. 218).

Was *die phylogenetische Entwicklung der Oliva inferior* (früher bei Fischen auch wohl Nucl. paramedianus genannt) anbelangt, läßt sich folgendes sagen:

Man findet an der Übergangsstelle von Rückenmark und Oblongata eine Ansammlung grauer Substanz, welche nicht nur wegen der topographischen Übereinstimmung, sondern auch wegen einer ganz ähnlichen Verbindung mit dem Kleinhirn in den Klassen der Wirbeltiere sehr wahrscheinlich homolog ist und als Oliva inferior bezeichnet wird.

[1]) Eine in dem Kleinhirn entstehende und in die Oliva inferior endende Bahn, welche mit dem Tr. oliva-cerebellaris zusammen laufen soll, ist von KÖLLIKER beschrieben, doch von allen spätern Autoren geleugnet. Nur SCHAFFER und MINGAZZINI haben neuerdings die Meinung KÖLLIKER's wieder verteidigt, ohne m. E. den Beweis zu liefern.

Diese Homologie ist nur eine wahrscheinliche, solange uns die zuführenden Systeme zu der unteren Olive unbekannt sind. Halten wir aber vorläufig an ihr fest, und verfolgen wir, wie dieser, bei den Fischen so einfache Kern, sich zu dem komplizierten Gebilde der höhern Tiere und des Menschen entwickelt.

Bei den *Zyklostomen* ist eine Oliva inferior nur von JOHNSTON erwähnt. Ihre spindelförmigen Zellen sind auf dem Niveau der vordern spino-okzipitalen Wurzel in transversaler Richtung orientiert nahe der Basis.

Ihre Verbindungen konnten nicht ermittelt werden, aber ihre Neuriten scheinen sich in dorso-lateraler nach oben zu begeben.

Bei den *Plagiostomen* findet man den betreffenden Kern in deutlicher Ausbildung.

Neben der Raphe finden wir auf der Höhe der vordern spino-okzipitalen Wurzeln [1]) an der Uebergangsstelle von Oblongata und Rückenmark (Fig. 316) beiderseits eine Anhäufung von kleinen birnförmigen und spindelförmigen Zellen, die zusammen einen Körper bilden, wie er in Fig. 316 B rekonstruiert ist (von Selache maxima).

Die Oliva inferior dieser Tiere ist ein in kaudo-frontaler Richtung lang ausgezogenes Gebilde, welches auf dem Querschnitte ungefähr rund ist, aber an der lateralen Seite eine Einkerbung zeigt (Fig. 316 B), welche von Fasersystemen eingenommen ist.

Auf dem frontalen Teil der Olive (angegeben durch eine mit Kreuzen versehene Figur) liegt in der Raphe der hier sehr gut ausgebildete, auf S. 577 beschriebene *Nucleus reticularis inferior* (Fig. 317 C).

Letztgenannter Kern, dem wir die ganze Reihe der Vertebraten hindurch, auf derselben Höhe in der Oblongata begegnet sind, bildet keinen Teil der Olive. Er wird denn auch auf den folgenden Seiten nicht weiter besprochen.

Die oben beschriebene Form der Olive ist von KOOY, dessen Darstellung ich hier wesentlich folge, bei allen Selachiern wiedergefunden.

Es scheint, daß die untere Olive dieser Tiere äußere Bogenfasern aufnimmt aus dem dorsalen Abschnitt des Rückenmarks. Die abführende zerebelläre Verbindung ist bei den Plagiostomen sehr deutlich und zeigt sich in der Form von Fibrae arcuatae externae, die unter und vor der Olive in der Basis der Medulla kreuzen und dann in dem dorsalen Rand der Oblongata zum Zerebellum aufsteigen, in dessen Corpus (nicht in die Aurikeln) sie eintreten (VOORHOEVE; vergl. Kap. VII).

Die Oliva inferior der Rochen ist der der Haie sehr ähnlich, nur wird sie von etwas zerstreuten Faserbündeln undeutlich in einen ventralen und einen dorsalen Teil zerlegt (KOOY).

[1]) In Tafel II ist die Lage der Oliva inferior angegeben.

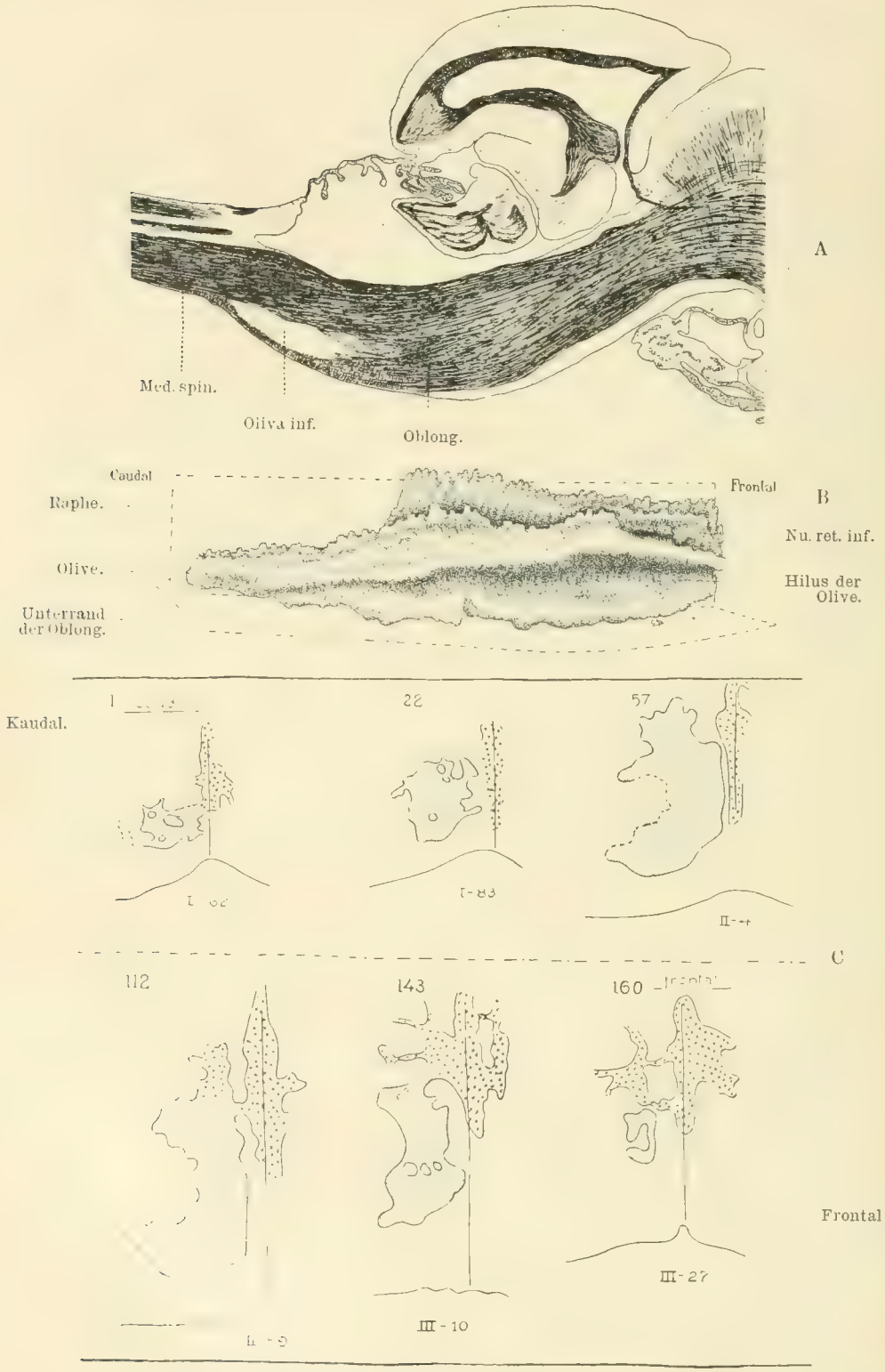


Fig. 316 A. Sagittalschnitt durch die Oblongata v. Scyllium.
B. Wachsrekonstruction und C. Querschnitte v. Selache, n. Kooy.
(das mit Krenzen versehene Mittelstück ist der Nucl. reticularis inferior).

Etwas anders aber ist das Verhalten bei den *Holozephalen*.

Die Olive dieser Tiere (*Chimaera monstrosa*; KOOY) ist als eine Übergangsform zu derjenigen der Teleostier zu betrachten.

Auch in andern Hinsichten (Bau des Labyrinthes, Anordnung der motorischen Kerne in der Oblongata, Bau des Vorderhirnes) bildet das Gehirn von Chimaera einen Uebergang zwischen demjenigen der Selachier und der Teleostier.

Bei Chimaera liegt der größte Teil der Olive noch direkt neben der Raphe. In frontaleren Ebenen aber findet man mehr lateral einen zweiten, nur undeutlich mit dem ursprünglichen Teil verbundenen Kern, der aus ähnlichen Zellen aufgebaut ist, und dem eine dritte, wieder ventro-lateral von ihm gelegene Zellgruppe direkt anliegt. Diese letzte besteht aber aus viel größeren Zellen als wir jemals in den Oliven finden, und ihre Zugehörigkeit zu dem Olivenkomplex ist nicht sicher.

Bei den *Teleostiern* nun, wo die Oliva inferior bereits von MAYSER erwähnt wurde, finden wir nach KOOY an der Stelle der lateralen Olivenzellen von Chimaera, eine Anhäufung von kleinen spindelförmigen Zellen, die, obgleich bei allen Gruppen vorhanden, nur bei wenigen einen mehr oder weniger kompakten Kern bilden (Aal und Hering).

Medial davon, neben der Raphe, wo sich bei den Selachieren die Oliven befinden, liegt bei den Teleostiern ein Gebiet von gelatinöser Substanz, die neben kleinen Zellen, hauptsächlich viele sehr feine Fasern enthält.

Während die *Amphibien* in dieser Hinsicht ein sehr unklares Bild aufweisen (wie bei dem winzigen Kleinhirn dieser Tiere — ebenso wie bei Petromyzon — wohl zu erwarten war), sieht man bei den *Reptilien* an der betreffenden Stelle, bei Weigertfärbung eine deutliche Aufhellung in dieser Gegend, am ventralen Bulbusrande, gleich neben der Mittellinie, welche darauf hinzuweisen scheint, daß die diffusen Olivenzellen sich auch hier zu einem mehr einheitlichen Körper anzusammeln anfangen.

Bei den Krokodilen ist dies am deutlichsten sichtbar.

Ein scharf umschriebenes Gebilde ist es indessen auch hier nicht.

Bei den *Vögeln* ist die Oliva inferior (Fig. 317) scharf differenziert. Sie setzt sich hier aus zwei Lamellen zusammen, die mit einander und der ventralen Bulbusperipherie parallel gehen und zuerst von WILLIAMS und YOSHIMURA beschrieben wurden.

Nur für die Laufvögel machte YOSHIMURA eine Ausnahme; bei dem Strauß fand er nur die dorsomediale Lamelle; statt der ventralen oder ventrolateralen wäre nur ein kleiner lateraler Zellhaufen vorhanden. Diese Ausnahme ist aber nach KOOY nur eine scheinbare, indem nämlich der innerste, der Raphe zugewandte Abschnitt der ventrolateralen Lamelle bei allen Vögeln viel zellärmer ist als dessen äußerer, dem Oblongatarande näher liegende Abschnitt. Der Strauß stellt

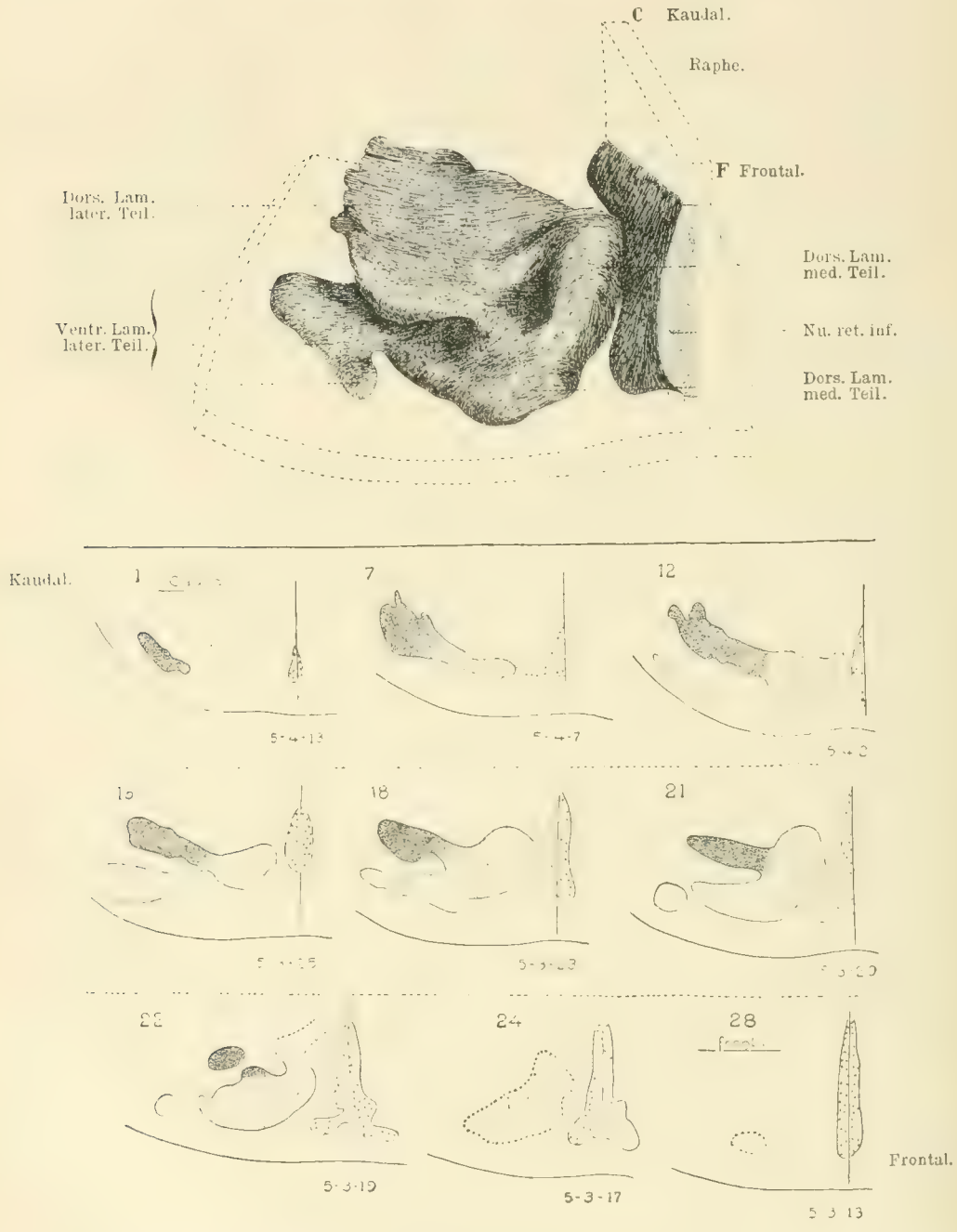


Fig. 317, n. Koov.

Oben Wachsrekonstruktion der Oliva inferior von Lophortyx californicus. Unten Querschnitte auf verschiedenem Niveau der Oliva inferior (auch der Nu. reticularis inferior raphes ist eingezeichnet: in der Mitte, grobpunktiert).

nur ein Extrem von dieser allgemein gültigen Regel dar. Bei genauer Untersuchung findet man auch hier die kleinen typischen Olivenzellen wieder, die den sonst etwas deutlicheren innern Teil der ventrolateralen Lamelle bilden, den Teil, der auf frontalen Ebenen die Verbindung mit der mediodorsalen Lamelle herstellt.

Frontal ist bei allen Vögeln die Verbindungsstelle zwischen dem äußern und innern Teil der dorsalen Lamelle undeutlich, d. h. es finden sich da nur wenige Olivenzellen und ist die Olive dort also in drei Abschnitte zerlegt, einen *medialen*, einen *dorsalen* und einen *ventrolateralen* Abschnitt (Fig. 317 unten: 22).

Der äußere Teil der dorsalen Lamelle reicht am weitesten kaudalwärts (schwarz, Fig. 317: 1). Frontal vergrößert sich diese Lamelle in der Richtung der Mittellinie (manchmal durchquert von austretenden XII-wurzeln) und kann dann in einen äußern dorsalen und einen medialen Teil zerlegt werden, welch letzterer sich erheblich verdickt und dadurch so zu sagen eine dorsale Kappe aufweist (Fig. 317 unten: 21 und 18).

Auf diesem Niveau ist bereits eine zweite, die ventrolaterale Lamelle sichtbar, welche zuerst sehr lateral liegend, sich auf frontalen Schnitten ventral von der dorsalen Lamelle befindet und sich dann mit deren medialem Teil verbindet.

Auf der frontalsten Ebene des ganzen Komplexes verschwindet zuerst der laterale Teil der dorsalen Lamelle, sodaß das frontale Ende des Olivenkomplexes nur von der Verbindung des medialen Teils mit der ventrolateralen Lamelle gebildet wird (Fig. 317 unten: 24).

Der Zelltypus dieser drei Oliventeile ist im großen und ganzen derselbe. Auffallend ist nur, daß wir bei den Papageien an der Peripherie des sehr breit entwikkelten medialen Teils große flache Zellen antreffen, alsob dieser Teil damit gepflastert wäre, ähnlich wie in dem Kapitel über das Rückenmark für den Nucleus Rolando beschrieben ist (dessen Zellen jedoch kleiner sind).

Wir werden diesem bei den Säugern wieder begegnen (Fußnote, S. 610).

Zellunterschiede sind sonst bei den Vögeln nur der Größe nach zu machen; große Vögel weisen im allgemeinen viel größere Olivenzellen auf als kleine, ähnlich wie Obersteiner das für die Elemente der Kleinhirnes nachwies.

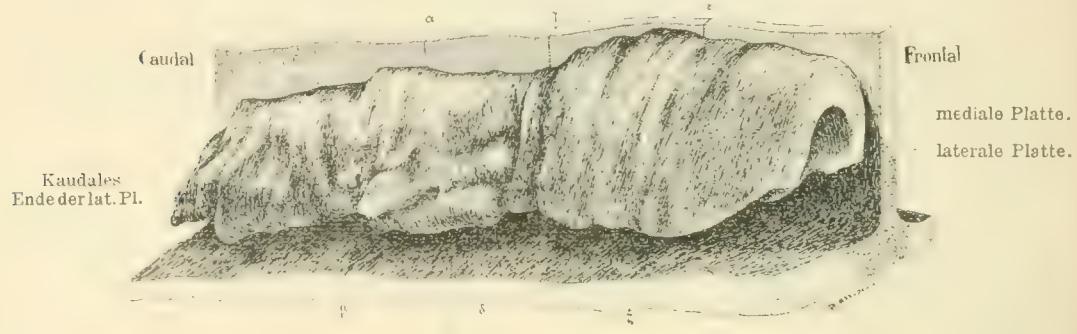
Es ist schwer, bestimte morphologische Typen bei den verschiedenen Ordnungen der Vögel aufzustellen. Nach der Lebensart der Tiere geht das, bis jetzt auch nicht.

Wenn die Laufvögel die älteste Ordnung dieser Klasse darstellen, was wohl wahrscheinlich ist, könnte man die Olivenform mit geringster Ausbildung der ventrolateralen Lamelle für die primitivste halten, was mit dem Befunde bei den Säugern im besten Einklange steht (s. u.). Wir werden nämlich sehen, daß die ventrolaterale Lamelle die Vorstufe der *Hauptolive* der Säuger bildet.

Was die untere Olive der *Säuger* betrifft, weist diejenige von *Echidna* einen deutlichen Anschluß an diejenige der Vögel auf.

Wie bereits KÖLLIKER und ZIEHEN beschrieben haben, wird der Olivenkomplex bei *Echidna* von einem dorso-lateralen Bogen gebildet, der ein zylindrisches Mittelstück umgibt. (Fig. 318).

Da auch bei den Vögeln der dorsolaterale Oliventeil mit dem medialen zu einer Lamelle verbunden ist, welche dorsal von dem Rest der Olive liegt, und da bei beiden das überspannte Stück weniger weit kaudalwärts reicht als das mediale und dorsale Bogenstück, liegt die Vermutung nahe,



daß wir es hier mit analogen Verhältnissen wie bei den Vögeln zu tun haben.

Es stellt sich nun als sehr wahrscheinlich heraus, daß die dorso-laterale Lamelle der Vögel oder der dorso-laterale Bogen von Echidna das Analogon der dorsalen und medialen Nebenoliven der übrigen Säugetiere ist. Dabei muß man sich bei den Säugern die beiden Nebenoliven dorsal zu einem Bogen verbunden denken, was oft zutrifft. (Vergl. Fig. 320 : 8). Die *ventro-laterale* Lamelle der Vögel, resp. das *Mittelstück* bei Echidna, entspricht dann der *Hauptolive* der höhern Säuger. KOOY, dem wir diese Einsicht in die Entwicklung der Olive verdanken hat, mehrere Punkte für diese Homologie angeführt.

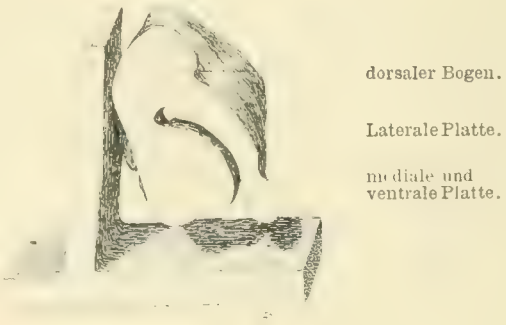


Fig. 318.
Oben: Wachsrekonstruktion der Oliva inferior von Echidna; Seitenansicht.
Unten: Hintere Ansicht des frontalen Abschnittes dieser Rekonstruktion; n. KOOY.

In dem Olivenkomplex der höheren Säuger kann man ebenfalls drei Teile unterscheiden: eine mediale und eine dorsale Nebenolive und einen ventro-lateralen Teil, die Hauptolive. Der Unterschied zu den eben besprochenen Tieren besteht hauptsächlich darin, daß der ventrolaterale

Teil der höhern *Säuger* sich so sehr entwickelt, daß er, als *Hauptolive*, die beiden andern, die Nebenoliven, vollkommen hinter sich läßt.

Außerdem sind bei den höchsten Säugern die drei Teile so gut wie absolut frei von einander.

Überblicken wir aber in retrograder Richtung die Entwicklung der Olive, von dem Menschen (Fig. 325 B) zu den niedrigen Säugern (z. B. Fig. 319) herabsteigend, so sehen wir die Hauptolive sich wieder verkleinern und die Nebenoliven wieder die wichtigste Stelle einnehmen. Doch ist es möglich, einige für alle Mammalier gültige Regeln

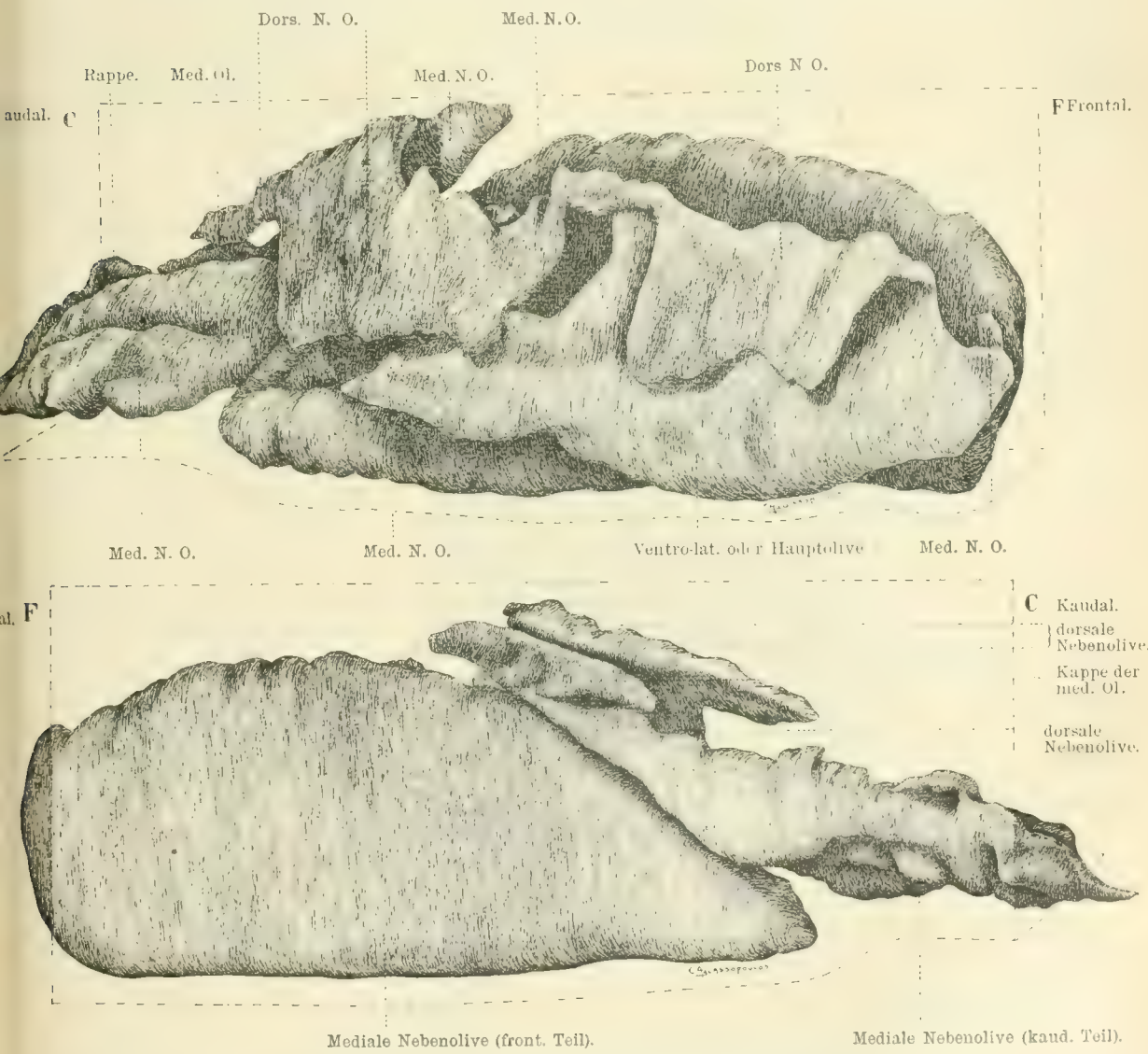


Fig. 319. Oben: Lateral-, unten: Medial-Ansicht der Oliva inferior von Phocaena Communis; n. Kooy. Man beobachte den groszen Umfang der medialen Nebenolive.

aufzustellen, in bezug auf die Form und Lage der drei verschiedenen Oliventeile.

Die *mediale Nebenolive*, welche aus dem medialen Stück des dorsomedialen Bogens von Echidna und den Vögeln hervorgeht, bildet allein, oder zusammen mit der dorsalen Olive den kaudalen Pol des Olivenkomplexes der Säuger. Auf diesen kaudalen Ebenen ist an ihr (vergl. auch Fig. 320 : 11—20) ein ventrales und ein mediales Crus zu erkennen, von denen das mediale etwa auf der Höhe des unteren Poles der Hauptolive eine dorsale Kappe trägt.

Mit dieser Kappe nun ist die dorsale Nebenolive, und die ventrolaterale Hauptolive bei den niedern Säugern öfters verbunden, wodurch an den frühern Zustand eines bogenförmig vereinigten Nebenolivensystems erinnert wird (vergl. Fig. 320 : 21 mit 318 unten).

Eine ganz auffallend starke Entwicklung zeigt die mediale Nebenolive in Phocaena communis (Fig. 319 und 319 A), wo auch die beiden Teile der medialen Nebenolive sehr deutlich sind.

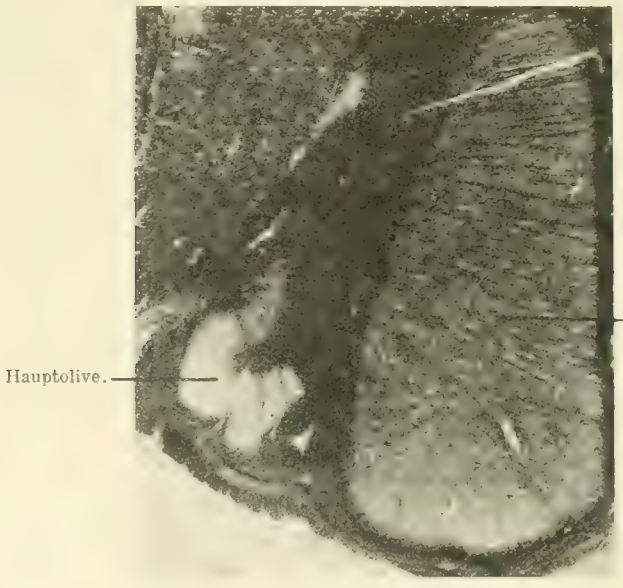


Fig. 319 A. Hauptolive und mediale Nebenolive von Phocaena; nach Kooy.

Hier möchte ich darauf hinweisen, daß die Meinung Brunners, es handle sich hier um einen neuen, dem Olivenkomplexe gänzlich fremden Kern, nicht richtig ist (Kooy). Die Olive Brunners, nach seiner Meinung das Analogon der medialen Nebenolive der übrigen Säuger, ist nur der kaudale Teil dieses Kernes (Fig. 319: unten). Sie kommt in allen Hinsichten mit dem kaudo-ventralen Komponent der medialen Nebenoliven bei den andern Säugern überein. Der mehr oral liegende, im Durchschnitt dreieckige Kern, der ein für Zetazeen typische Entwicklung hat, ist nichts anderes, als der stark hypertrophierte mediale Komponent der ventromedialen Nebenolive. Dieser Kern hat sich, wie wir das auch bei der hoch entwickelten Hautpolive der Primaten sehen, von den übrigen Oliventeilen vollkommen freigemacht.

Auch histologisch gehört er ganz zu dem Olivenkomplexe; die unbedeuten-

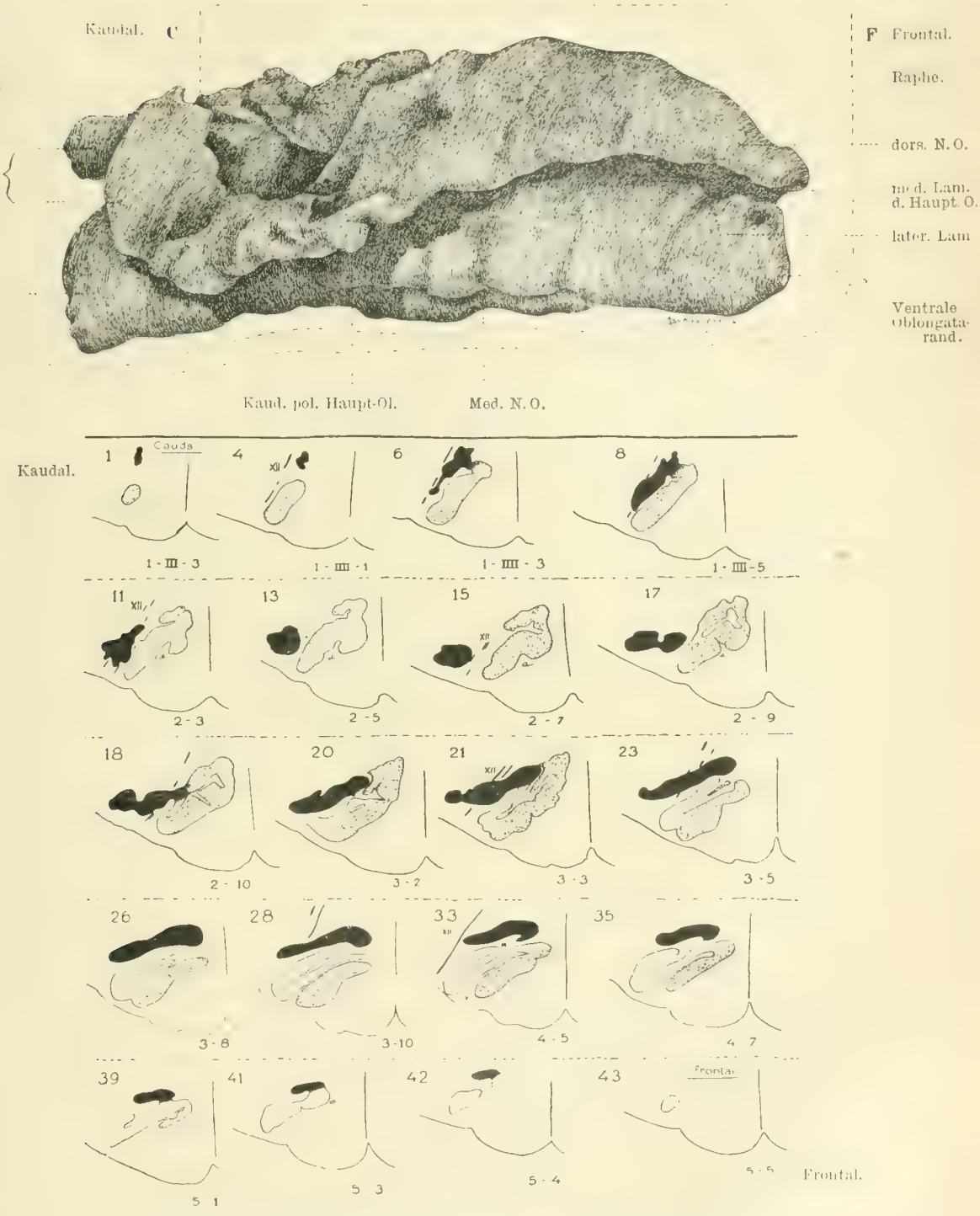


Fig. 320. Oben: Wachrekonstruktion (Lateral ansicht) der Oliva inferior des Hundes. Unten: Querschnitte auf verschiedene Niveaux jener Olive, n. Kooy.

den Differenzen mit den übrigen Oliventeilen, wie die Bläschenform der Zellen, ihre Anordnung in den Randpartien und das feine Fasergeflecht im Zentrum des Kernes, findet man genau so in den auf ähnliche Weise kompakt vergrößerten Oliventeilen anderer Tiere (z. B. in der dorsalen Lamelle der Hauptolive der Elephanten, s. S. 612).

Die *dorsale Nebenolive* (das dorsolaterale Stück des Bogens bei den niedern Tieren) reicht ebenso weit oder beinahe so weit kaudalwärts wie die mediale Nebenolive bei den Säugern (Fig. 320: 1—8).

Bei ihrem ersten kaudalen Auftreten liegt sie dorsal von der medialen Olive, um in höhern Schnitten meistens eine lateralere Lage einzunehmen und erst beim Hinterende der Hauptolive wieder mehr medial zu kommen. — (Vergl. Fig. 320 und 321 A). — Infolge dessen hat sie vielfach (Fig. 320 oben) die Form eines V, dessen untere Spitze etwa mit dem Kaudalpol der Hauptolive zusammenfällt.

Auch die ventrolaterale Olive, die *Hauptolive der Säuger*, hat bei allen Vertretern dieser Klasse im Prinzip viele gemeinsame Kennzeichen.

Sie liegt immer im frontalsten Abschnitt des Olivenkomplexes und reicht niemals so weit kaudal wie die Nebenoliven, wie aus Fig. 320 oben hervorgeht, wo der Kaudalpol der Hauptolive etwa auf die Mitte der dorsalen Nebenolive fällt. Auf Querschnitten ist ihre Form die eines U mit der Öffnung dorsomedial gerichtet (Fig. 320 B).

Hierbei muß aber der Vorbehalt gemacht werden, daß die U-Form bei den niedern Säugern nur auf einigen Schnitten gut sichtbar ist; bei den höhern ist sie, abgesehen vom geschlossenen kaudalen und oralen Ende, über die ganze Länge der Olive sehr deutlich ausgeprägt (Fig. 322, 323).

Von diesem U-förmigen Gebilde ist bisweilen, und dann meistens nur in wenigen Schnitten, der dorsale Schenkel mit der dorsalen Neben-olive, der ventrale Schenkel mit der medialen Nebenolive verbunden. (Fig. 320 : 26).

Kankeleit hat diesen „Vierblättertypus" bei allen Säugern wiedergefunden. Er gilt aber, wie sich aus obenstehenden Zeilen ergibt, nur für bestimmte Schnittebenen.

Obschon man also mit Hilfe der genannten charakteristischen Kennzeichen die Identität der verschiedenen Oliventeile bei den verschiedenen Säugetier-Ordnungen leicht feststellen kann, ist es nicht weniger interessant, ihre Unterschiede, namentlich der *Hauptolive*, von den Marsupialiern, zu den höchsten Primaten zu verfolgen.

Hauptsache dabei ist, daß die Nebenoliven sich in der Reihe der Säuger im Prinzip am wenigsten ändern.

Die Entwicklung der Hauptolive zeigt die größten Unterschiede.

Diese Entwicklung zeigt sich an erster Stelle in kaudaler Richtung (Fig. 321 A), was vielleicht darauf hinweist, daß dieser Abschnitt eine große

Zahl kaudaler zuführender Fasern empfängt, welche ihm von dem ventrolateralen Bulbusrande zuströmen dürften.

Während die Hauptolive bei der Beutelratte entsprechend dem Verhalten bei Echidna sich auf den vorderen Abschnitt des Oliven-komplexes beschränkt, noch weniger als die frontale Hälfte des ganzen Oliven-Komplexes einnehmend, und eigentlich nur von einem ventro-lateral gerichteten Auswuchs der medialen Olive vertreten ist, nimmt sie bei den höchsten Tieren nicht nur die ganze frontale Hälfte, sondern außerdem einen immer größern Teil der kaudalen Hälfte des ganzen Komplexes ein.

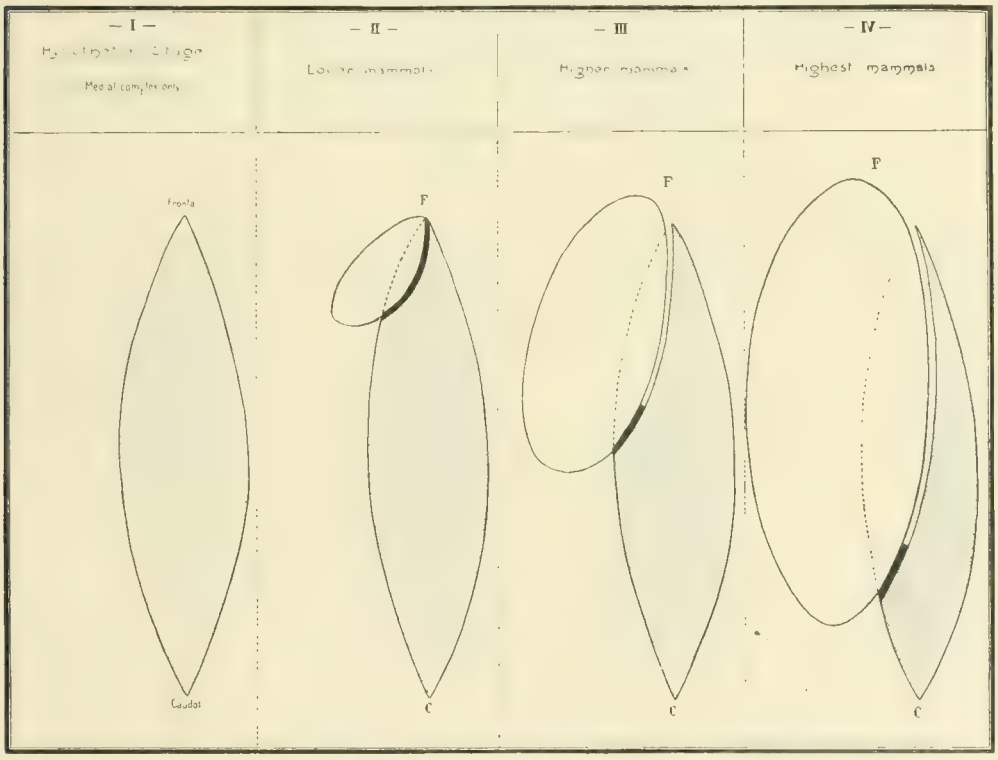


Fig. 321 A. Schema der Entwicklungsganges der Haupt-Olive (weiß) in Bezug auf die Nebenoliven (punktiert) n. Kooy.

Zur selben Zeit macht sich ihr oberer Pol von der medialen Nebenolive frei und breitet sich die ganze Hauptolive ventrolateralwärts aus.

So bekommt man den Eindruck, die Hauptolive entwickle sich als ein ventrolateraler Auswuchs der medialen Nebenolive, sich stets weiter ventrolateral und kaudalwärts ausdehnend, indem sie sich dabei immer mehr von der medialen Nebenolive frei macht.

Stets ist ihr kaudaler, zuletzt differenzierter Abschnitt mit der medialen Nebenolive verbunden, anders gesagt: die Verbindungsstelle der beiden, (durch eine dicke schwarze Linie angegeben in Fig. 321 A), welche bei

der Beutelratte (II) noch die ganze Länge der Hauptolive entspricht, verschiebt in der Phylogenese kaudalwärts.

Diese Annahme, welche in dem nebenstehenden Schema von Kooy (Fig. 321 A) wiedergegeben ist, erklärt auch, warum, namentlich bei niedern Tieren, die laterale Lamelle am besten entwickelt ist; denn bei dem lateral und kaudal gerichteten Wachstum schreitet die laterale Lamelle in ihrer Entwicklung vorwärts. Es ist denn auch namentlich diese Lamelle, die bei den höhern Säugern sich durch Furchung (oder Verdickung) vergrößert.

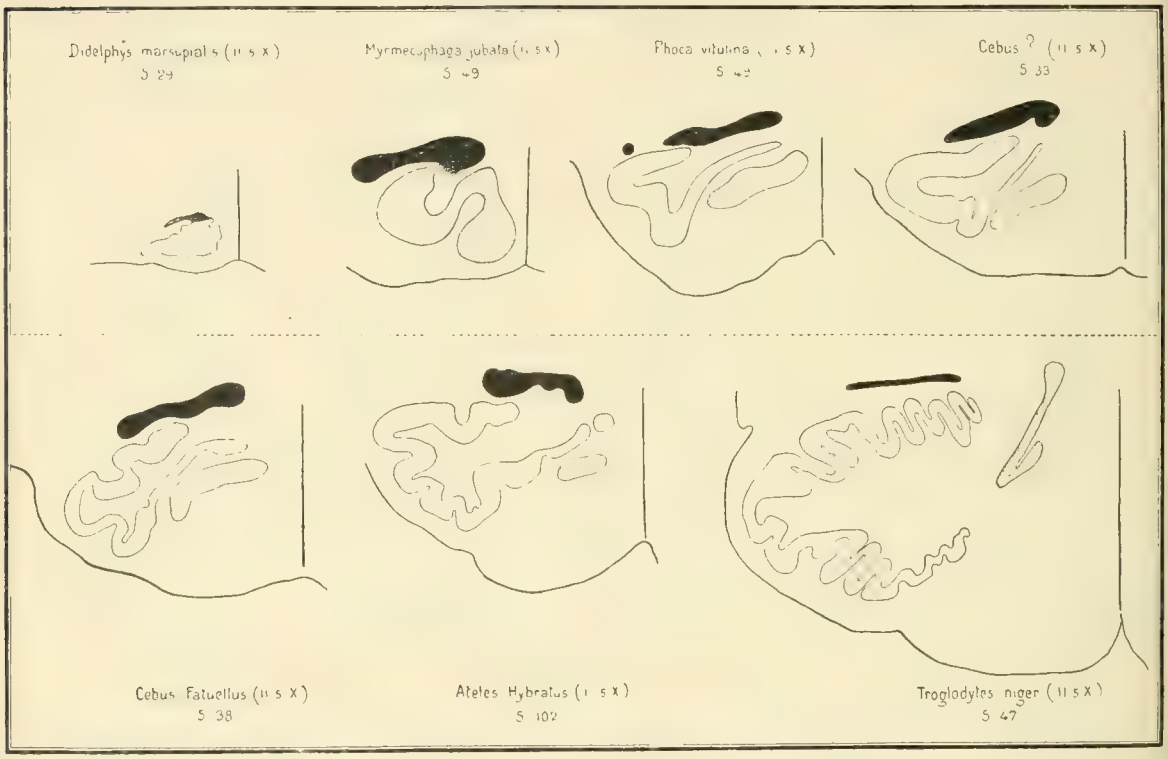


Fig. 321 B. Querschnitt der Olive von verschiedenen Säugern, n. Kooy.

Das Auftreten dieser Furchen ist die notwendige Folge der Oberflächenausbreitung, und weist auf die höhern Ansprüche hin, welche namentlich an die laterale Lamelle — gestellt werden [1]).

Die erste und auch die folgenden Furchen sind longitudinale Furchen in der lateralen Platte der Hauptolive. Bei Cebus fatuellus findet man eine, bei Ateles hybridus (Fig. 322) bereits zwei deutliche Längsfurchen.

Bei den höchsten Primaten, dem Schimpansen und Menschen (Fig.

[1]) In diesem Zusammenhang möchte ich die Tatsache erwähnen, daß gerade die laterale Lamelle der Hauptolive bei den Cebidae mit flachen Zellen wie gepflastert erscheint, ebenso wie dies beim Papagei der Fall war (vergl. S. 603).

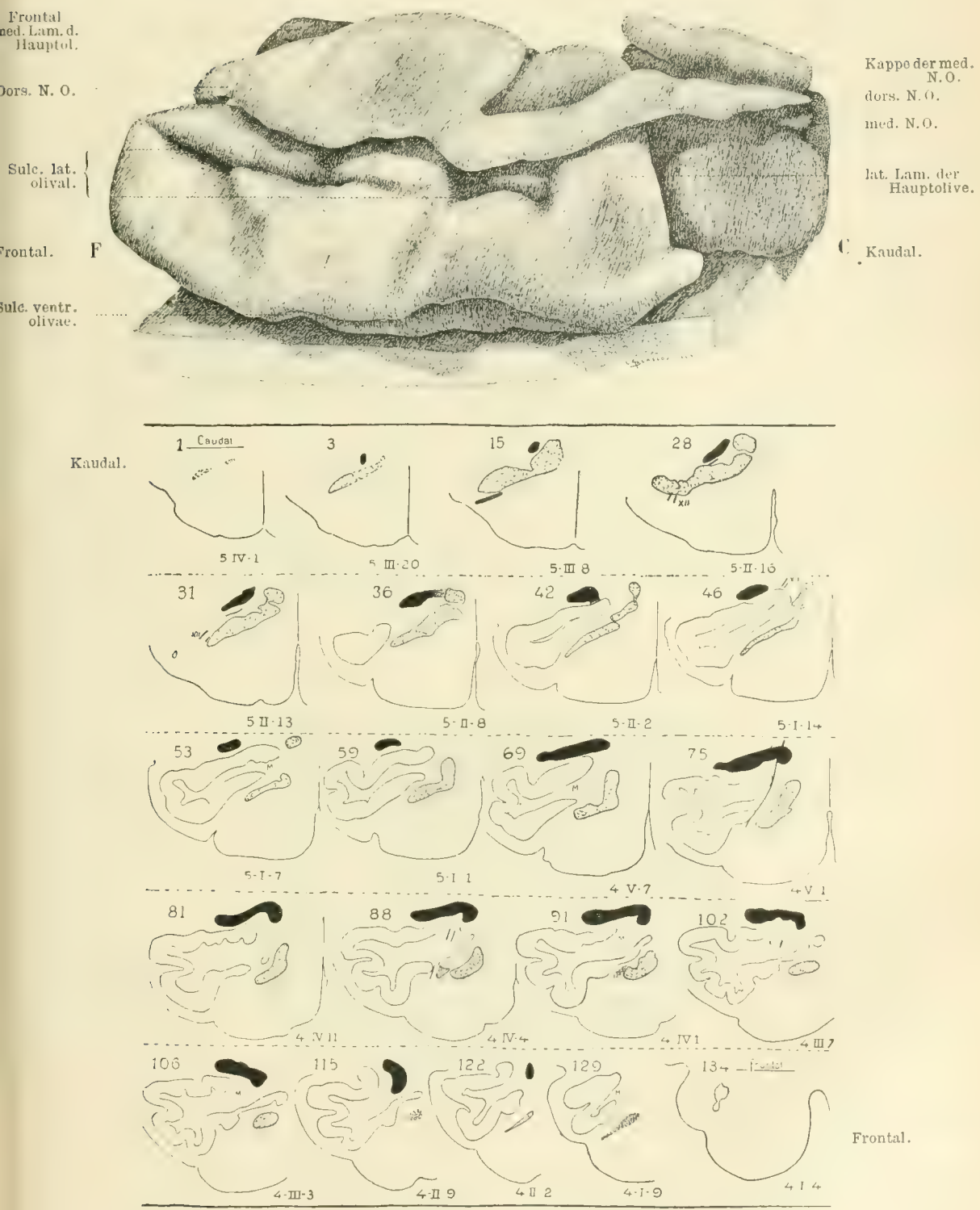


Fig. 322. Oben: Wachsrekonstruktion der Oliva inferior von Ateles hybridus. Unten: Querschnitte auf verschiedenen Niveaux, n. Kooy.

323 A und 325) ist es wieder die laterale Lamelle der Hauptolive, welche die meisten und tiefsten Furchen zählt.

Bezüglich der anatomischen Beschreibung der verschiedenen Furchen und Windungen der Olive beim Menschen (Fig. 325), weise ich auch auf die Arbeiten von SABIN, LEWIS WEED, KOOY und JENKINS hin.

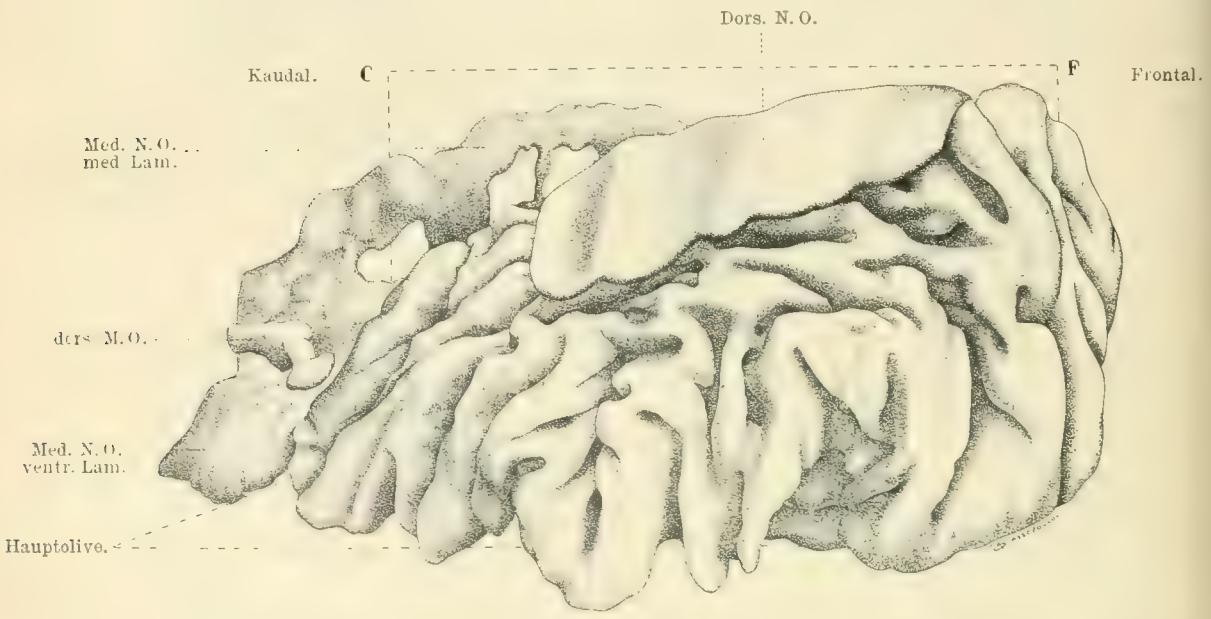


Fig. 323 A. Seitenansicht der Oliva inferior einer Schimpansen. Nach KOOY.

Fig. 323 B. Der Olivenkomplex von Elephas indicus; nach KOOY.

Nur beim Elefanten geschieht die fortgeschrittenere Entwicklung des lateralen Blattes der Hauptolive bloß durch Dickenzunahme (Fig. 323 B).

Ich möchte hier noch betonen, daß die sonst überwiegende Flächenausdehnung dieses Organes auf ihren exquisit sensiblen Charakter hinweist.

Bereits bei der Besprechung des Rückenmarkes, dann auch in der Behandlung des Octavussystemes habe ich darauf hingewiesen, daß die sensiblen Projektionsgebiete, mit besonderm lokalisatorischen Stigma sich durch eine exquisite Oberflächenausdehnung unterscheiden, wie sie sich auch in der Rinde des Kleinhirns, des Tectums und des Vorderhirns zeigt.

Die ontogenetische Entwicklung des Olivenkomplexes der Säuger, wie wir sie durch die Untersuchungen von His, Essick, Streeter und Kooy kennen, ist in Übereinstimmung mit dessen phylogenetischen Entwicklung.

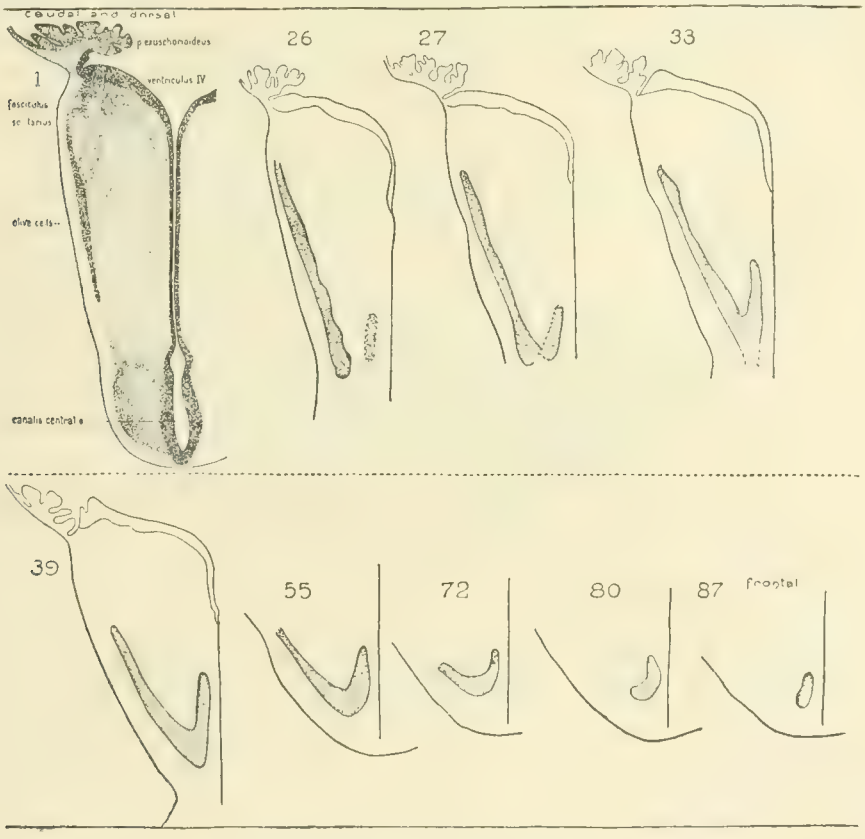


Fig. 324 A. Entwicklung der Oliva inferior eines Schafembryos von 23,5 m.m., n. Kooy.

Seine Zellen gehen hervor aus der Flügelplatte der Oblongata (His, Essick, Kooy). In den jüngsten Stadien der Entwicklung bilden diese zuerst den medialen Teil des Komplexes, der sich örtlich vergrößert. Später wird die dorsale Nebenolive sichtbar, während sich wieder später die Hauptolive aus dem medialen Abschnitt differenziert, zur selben Zeit lateral und kaudalwärts auswachsend.

Bald finden wir eine Einteilung der *medialen Nebenolive* in ein ventrales und ein mediales Crus. Später hat der ventrale Schenkel eine ventrale Furche und (auf höherm Niveau) der mediale Schenkel eine Kappe mit ventrolateral gerichtetem Auswuchs, als Rest der Verbindung der medialen Nebenolive mit dem kaudalen Pol der Hauptolive und mit der dorsalen Nebenolive.

Die dorsale Nebenolive reicht fast ebensoweit kaudal wie die mediale. Ihr kaudales Ende ist später von ihrem frontalen Ende meistens geschieden.

Diesen Zustand fanden wir schon bei den niedriger stehenden Mammaliern vorbereitet. Bei Phocaena (Fig. 319) und bei Ateles (Fig. 322) kann die dorsale Nebenolive bereits in einen kaudalen und frontalen Abschnitt eingeteilt werden, welche bloß durch einen dünnen Zellenstreifen verbunden werden. Bei dem Schimpansen (Fig. 323) liegt bereits eine Lücke in der dorsalen Nebenolive vor.

Dorsal von der dorsalen Olive liegt ein schmaler Zellhaufen, der Rest der Verbindungskappe zwischen der Kappe der medialen Nebenolive und der dorsalen Nebenolive (welche Verbindung bei Echidna (Fig. 318 B) so auffalend war).

Fig. 324 B. Aus der Entwicklung der Oliva inferior des Menschen. Lateralansicht der Olive eines Foetus van 14 cm, n. Kooy.

Der frontale Abschnitt der dorsalen Nebenolive hat die Form einer Platte wie bei den niedern Tieren; sie bedeckt hier aber einen weniger großen Teil der Hauptolive wie dort, weil die Hauptolive sich so stark ventrolateralwärts ausgebreitet hat.

Die Hauptolive, an der wir bereits früh die U-Form mit dem medial gerichteten Hilus wiedererkennen, reicht beim Menschen frontaler als die Nebenoliven, sei es nur wenig, denn die größte Ausbreitung gewinnt sie in kaudaler, zugleich in ventro-lateraler Richtung.

Wir haben schon besprochen, daß die laterale Lamelle die größte Oberfläche oder die meisten und tiefsten Furchen aufweist. So reicht bei allen Säugern die laterale Lamelle weiter kaudalwärts, und wir fanden die mediale eigentlich nur auf rostralen Schnitten gut entwickelt. Wir finden das beim Menschen wieder (Fig. 325 A). Hier ist wahrscheinlich durch die starke Entwicklung des den Hilus einnehmenden Fasersystems, der

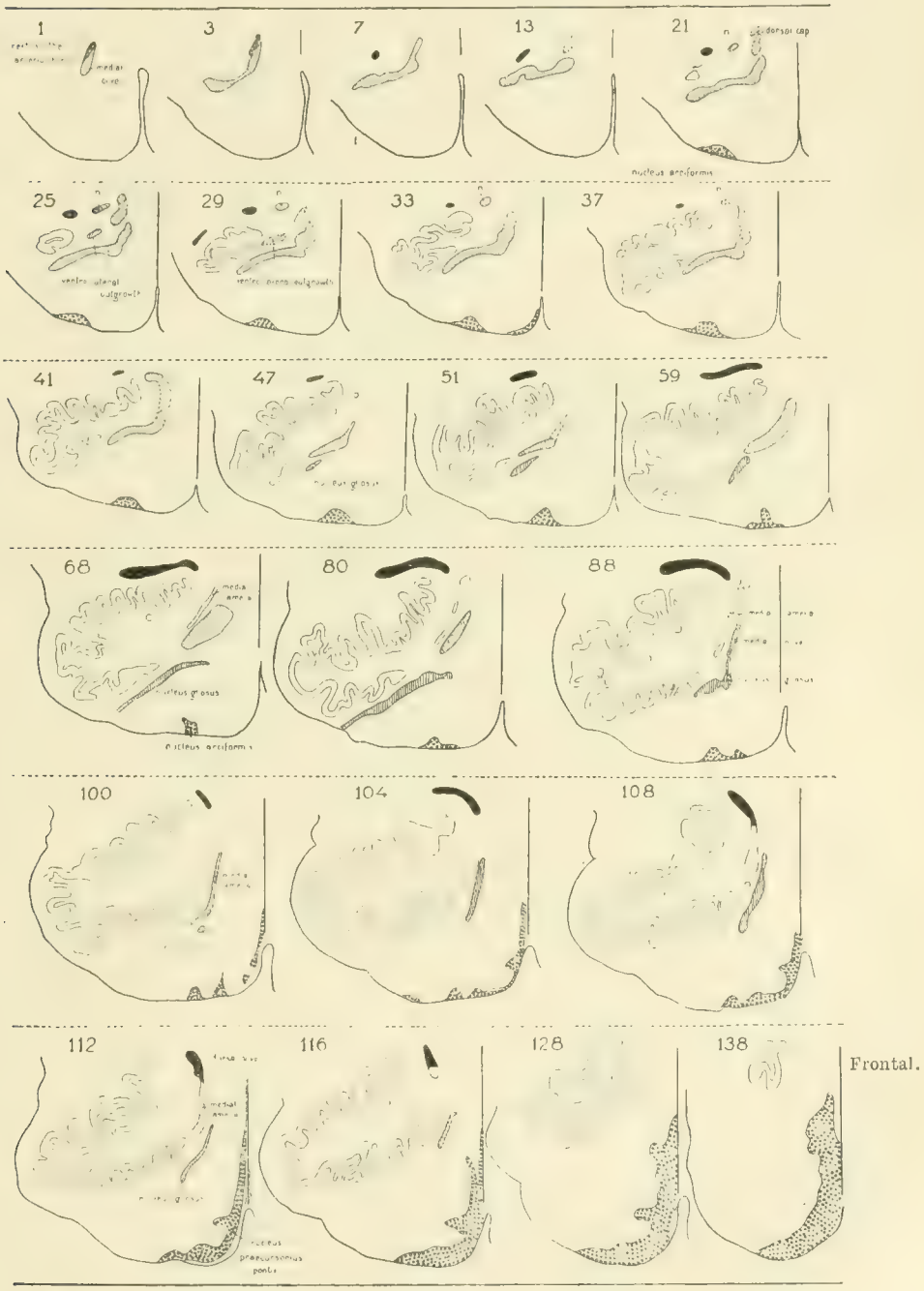


Fig. 325 A. Querschnitt durch die Oliva inferior und (ganz ventral) die Nuclei arcuati (Nu. praecursorius Pontis) eines erwachsenen Menschen, n. Kooy.

meist dorsale Teil der medialen Lamelle außer dem schmäler geworden (Fig. 325 A) und hat er sich von dem Rest freigemacht [1]).

Ueberblicken wir das phylogenetische Verhalten und den ontogenetischen Entwicklungsgang des Olivenkomplexes, dann finden wir daß die Haupt-Olive der Säuger und des Menschen den zuletzt sich ausbildenden, und sich nachträglich am meisten vergrößernden Teil desselben darstellen.

Wahrscheinlich hängt dies zusammen mit der Phylogenese der Zerebellums.

Fig. 325 B. Seitenansicht der Oliva inferior eines erwachsenen Menschen (9 × vergröß.); n. Kooy.

Eine Bestätigung findet diese Auffassung in den pathologisch-anatomischen Untersuchungen von Gordon Holmes und Stewart und in denjenigen Brouwer's.

Aus den Untersuchungen, namentlich der erstgenannten Autoren, geht hervor, daß, wenn nur die Hemisphären des Zerebellums lädiert sind, die Nebenoliven intakt blieben, während sie degeneriert erschienen, wenn auch die Vermis erkrankt war.

Außerdem fanden Holmes en Stewart (Fig. 326 B) daß der Wurm auch mit dem medialen Teil der Hauptolive verbunden ist.

Brouwer (Fig. 326 A) bestätigte die genannten Resultate; aber machte den Vorbehalt, daß nur der mediale Teil des *rostralen* Hauptolivenabschnittes und weiter der ganze *rostrale Pol* desselben mit der Vermis in Verbindung steht.

[1]) Dieser Rest der medialen Lamelle der Hauptolive ist von Ziehen als Nucl. parolivaris intermedialis bezeichnet. Eine m. E. überflüßige Nomenklatur.

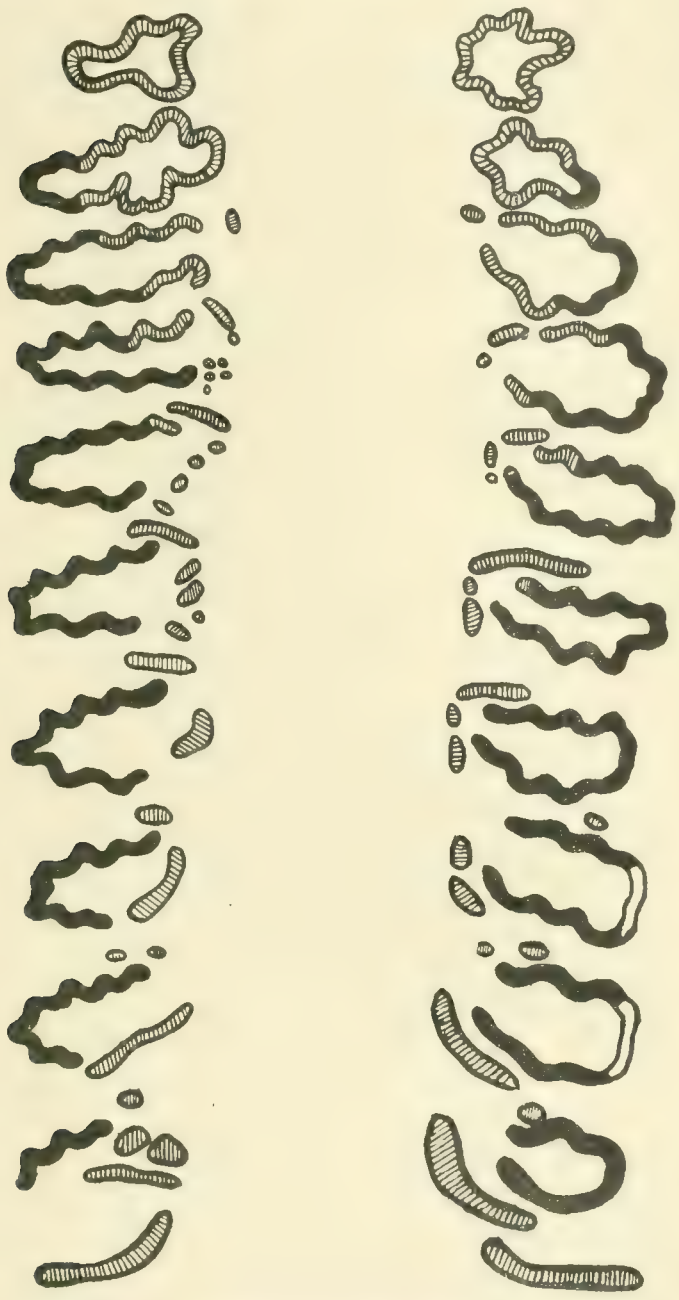


Fig. 326 A. Atrophie der menschlichen Oliven in zwei Fällen von neozerebellarer Atrophie, n. BROUWER.

Die Atrophie der Kleinhirnhemisphären geht zusammen mit einer Atrophie des schwarz gezeichneten Abschnittes der Haupt Oliven.

Die Nebenoliven und der frontale Abschnitt der Hauptolive (gestrichelt) sind normal geblieben ebenso wie die Vermis Cerebelli.

In der Tat sind, wie wir gesehen haben diese Oliventeile (die Nebenoliven und der zuerst sich daraus differenzierende *rostromediale Teil* der Hauptolive) als die phylogenetisch ältesten Bestandteile des Olivenkomplexes der Säuger zu betrachten, ebenso wie die Vermis den ältesten Abschnitt des Corpus cerebelli bildet.

Der Rest der Hauptolive ist, wie wir sahen, jünger und steht denn auch mit den jüngern Kleinhirnhemisphären in Verbindung.

Diese Verbindung geschieht nach Holmes und Stewart in einer sehr gesetzmäßigen Weise, sodaß bestimmte Teile der Hauptolive mit bestimmten Teilen der Kleinhirnhemisphäre verbunden sind (vergl. Fig. 326 B).

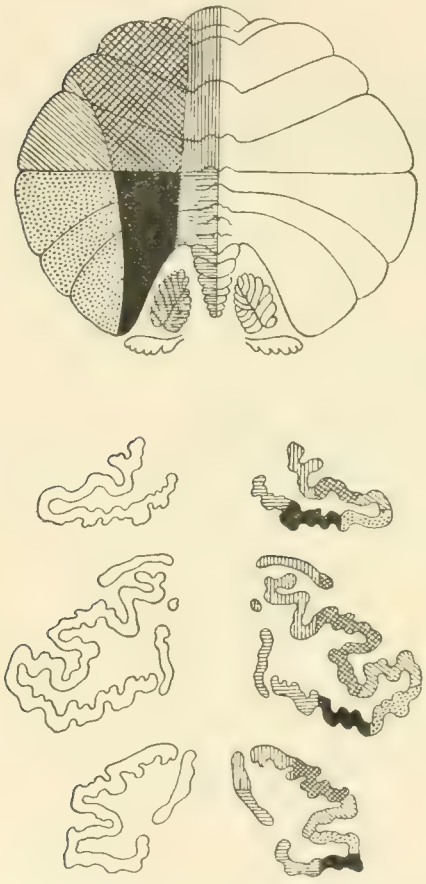


Fig. 326 B. Die topographischen Beziehungen zwischen der Oliva inferior und dem Kleinhirn. Nach Gordon Holmes und Grainger Stewart.

Merkwürdig ist, daß bis jetzt noch nie eine Verbindung der unteren Olive mit der Flocke des Kleinhirns nachgewiesen ist; obschon es sich dabei — wie wir in dem folgenden Kapitel sehen werden — wenigstens teilweise um einen recht alten Bestandteil des Kleinhirns handelt.

Möglicherweise hängt dies zusammen mit der Tatsache, daß die Flocke eine besondere Stellung in dem Bau des Kleinhirns einzunehmen scheint.

Vermutlich ist es derjenige Teil desselben, welcher namentlich von jeher dem Vestibularisareal der Oblongata supraponiert ist, mehr als irgend ein anderer Teil des Zerebellums.

Merkwürdig ist auch, wie ich in dem folgenden Kapitel eingehend beschreiben werde, daß die Kleinhirnflocke keine spinozerebellaren Fasern aufnimmt, welche (an ihr vorüber) nur in das Corpus cerebelli einzudringen scheinen.

Ob die Sonderstellung, welche der Flocculus cerebelli anscheinend in Bezug auf die Olive inferior einnimmt, hiermit zusammenhängt, läßt sich nicht sagen.

Kooy hält es für möglich, daß der vordere Abschnitt der medialen Nebenolive mit dem Paraflocculus zusammenhängt (weil beide so groß sind bei den Zetaceen; s. Kapitel VII).

Gerade über diesen Punkt wären weitere Untersuchungen sehr erwünscht.

Zusammenfassung der phylogenetischen Entwicklung der Oliva inferior.

Wenn wir die Oliva inferior in denjenigen Klassen von Wirbeltieren, wo sie scharf differenziert ist (Fische, namentlich Plagiostomen, Vögel und Säugetiere) vergleichen, können wir sagen, daß bei den niedern Wirbeltieren nur der mediale Komplex zu finden ist, und daß bei den höhern Wirbeltieren, bereits bei dem Vögeln, Auswüchse desselben in dorsolateraler und ventrolateraler Richtung auftreten.

Der dorsolaterale Auswuchs bildet die dorsale Nebenolive. Der ventrolaterale Auswuchs entwickelt sich zu der Hauptolive der Säuger.

Die Entwicklung, welche die ventrolaterale oder Hauptolive bei den Säugern aufweist und welche von der Entwicklung der Hemisphären des Kleinhirns begleitet wird, findet in der Reihe der Säuger in frontokaudaler Richtung statt und dehnt sich bei den Anthropoiden und dem Menschen fast über die ganze Länge des Olivenkomplexes aus.

Entsprechend ihrer stets mächtiger werdenden Verbindung mit dem Kleinhirn müssen wir diese progrediente Entwicklung der Oliva inferior als einen Faktor in der höheren Differenzierung und Korrelation der Motilität betrachten.

Wahrscheinlich werden verschiedene Reize im Dienste der Körper- und Extremitätenstatik der Olive zugeführt.

Als zuführende Bahnen hierfür kommen neben dem Tractus spino-olivaris im Vorderstrang und Vorder-Seitenstrang des Rückenmarks auch laterale Bogenfasern in Betracht, aus dem obern Zervikalmark bei den Fischen und aus den Hinterstrangkernen bei den Säugern.

Der schwierige Nachweis dieser Bahnen hängt damit zusammen, daß es sich dabei hauptsächlich um kollaterale Verbindungen, nicht um terminale Verbindungen von spino-bulbären Fasern handelt.

Bei den Fischen (Teleostiern) empfängt das Olivenareal möglicherweise frontale anführende Fasern vom Tectum opticum, bei den Säugern vielleicht solche von dem Haubenbündel, sodaß bereits in der Olive eine Korrelation verschiedener Eindrücke stattfindet.

Die alleinige Ausbildung der medialen Olive bei den niedern Tieren, welche gut schwimmen, wäre mit der mächtigen Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur und der starken Entwicklung der einfachen reflektorischen Extremitätenbewegungen in Verband zu bringen (Fische).

Auch die kolossale Entwicklung der medialen Nebenolive bei den Zetazeen wäre so verständlich, weil diese Tiere sich in derselben Weise wie die Fische fortbewegen, während die größere Entwicklung der Hauptolive bei den höhern Primaten die Folge der feinern Regulierung der verschiedenen Bewegungen, namentlich auch der Extremitäten sein würde.

Wir sehen somit auch in der phylogenetischen Entwicklung des

Olivenkomplexes eine gewisse Differenzierung, die sich einerseits der Edinger'schen Einteilung des Kleinhirns in eine ältere Vermis und einen neuern Hemisphärenabschnitt anschließt, und andererseits mit den von Bolk angeführten Prinzipien im Einklange steht, der in die Vermis die Rumpfmuskulatur und die niedere Motilität der Extremitäten verlegt, die feineren unilateralen Funktionen der Extremitäten aber in den Hemisphären des Kleinhirns lokalisiert.

Hierbei ist noch zu bemerken, daß eine Verbindung der Olive mit der Flocke des Kleinhirns noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurde, was mit der nonsomatischen (über dem Vestibulargebiet supraponierten Funktion) dieses Abschnittes, dem auch eine Zufuhr von spinalen Fasern fehlt, im Einklange steht (vergl. das folgende Kapitel).

LITERATUR ZUM SECHSTEN KAPITEL.

A. Über die retikulären Elemente des Bulbus und des Mittelhirnes.

Zyklostomen.

Johnston. The brain of Petromyzon. Journal of Comparative Neurology, Vol. 12, 1902.

Tretjakoff. Das Nervensystem von Ammocoetes. Teil II. Das Gehirn. Arch. für mikroskopische Anatomie, Bnd. 74, 1909.

Selachier.

Hoevell (van). Remarks on the reticular cells of the Oblongata in different vertebrates. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam April 1911.

Teleostier.

Bartelmez. Mauthner's cell and the nucleus motorius tegmenti. Journal of comparative Neurology, Vol. 25, 1915.

Beccari. Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in pesci ed anfibi. Arch. di Anatomia e di Embriologia, Vol. VI, 1907.

Tello. Contribucion al Conocimiento del encefalo de los Teleosteos. I: Los nucleos bulbares. Trabajos del laboratorio etc. de Madrid, Tomo VII, 1909.

Amphibien.

Beccari. Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in Pesci ed in Anfibi. Arch. di Anat. e di Embriologia, Vol. 6, 1907.

Herrick. The medulla Oblongata of larval Amblystoma Journ. of Comb. Neurology, Vol. 24, 1914.

Reptilien.

Hoevell (van). Remarks on the reticular cells of the Oblongata in different vertebrates. Proceed. of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1911.

Lange (de). The red nucleus in Reptilia. Proceedings of the Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, 1912.

Lange (de). Das Zwischenhirn und das Mittelhirn der Reptilien. Folia Neurobiologica, Bnd. VII, 1913.

Vögel.

Bok. Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation. Folia Neurobiologica, Bnd. IX, 1915.

Cajal. Contribucion al Estudio de los ganglios de la substancia reticular del bulbo. Trabajos del laboratorio, etc., de Madrid. Tomo VII, 1909.

Hoevell (van). Remarks on the reticular cells of the Oblongata in different vertebrates. Proceedings of the Kon. Akad. van Wetenschappen, 1911.

Säugetiere.

Bechterew. Die Leitungsbahnen.

Cajal. Textura del sistema nerviosa del Hombre y de los Vertebrados, Tomo II. Madrid, 1904.

Hatschek. Zur vergleichenden Anatomie des Nucleus ruber Tegmenti. Festschrift des Neurologischen Instituts in Wien, 1907.

Van Hoevell. Remarks on the reticular cells of the Oblongata in different vertebrates. Proceedings of the Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam, 1911.

Jacobsohn. Die Kerne des menschlichen Hirnstammes. Abhandl. der Kön. Preuss. Akad. der Wissenschaften, 1909.

Kohnstamm. Über den Nucleus paralemniscalis. Journal für Psychologie und Neurologie, 1910.

Kölliker. Gewebelehre, Teil II. Engelmann, Leipzig, 1896.

Marburg. Mikroskop. topographischer Atlas des menschlichen Zentralnervensystems, 2te Auflage.

Monakow. Der rote Kern, die Haube und die Regio hypothalamica bei einigen Säugetieren und beim Menschen. Arbeiten aus dem Hirnanatomischen Institut in Zürich. Heft III, 1909 und Heft IV, 1910.

B. Über die phylogenetische Entwicklung der Oliva inferior und die Bedeutung ihrer einzelnen Bestandteile.

Zyklostomen.

Johnston. The Brain of Petromyzon. Journal of Comparative Neurology, Vol. 12, 1902.

Plagiostomen.

Ariëns Kappers. The structure of the Teleostean and Selachian brain. Journal of Comparative Neurology, Vol. 16, 1906.
Edinger. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. Letzte Ausgabe 2. Teil.
Kooy. On the inferior olive. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1916.
Sterzi. Il sistema nervosa centrale. Selaci, Draghi, Editore, Padova. 1909.

Holocephali.

Ariëns Kappers und Carpenter. Das Gehirn von Chimaera monstrosa. Folia Neurobiologica. Bnd. V, 1911.
Kooy. An the inferior olive. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1916.

Ganoïden und Teleostier.

Johnston. The brain of Acipenser. Fischer, Jena, 1901.
Kooy. On the inferior olive. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1916.
Mayser. Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, Bnd. XXXVI, 1881.

Reptilien.

Kooy. On the inferior olive. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1916.
Lange (de). Das Cerebellum der Oblongata und das Rückenmark der Reptilien. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1917.

Vögel.

Kooy. On the inferior olive. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1916.
Williams. Vergleichend anatomische Untersuchung über den Bau und die Bedeuting der Oliva inferior der Säugetiere und Vögel. Obersteiners Arbeiten, Bnd. XVII, 1909.
Yoshimura. Experimentelle und vergleichend anatomische Untersuchungen über die untere Olive der Vögel. Obersteiner's Arbeiten, Bnd. XVIII, 1910.

Säugetiere [1]).

Brouwer. Ueber Hemiatrophia neocerebellaris. Archiv für Psychiatrie, Bnd. 51, 1913.

[1]) Nur die wichtigste Literatur ist zitiert.

Brouwer. Anatomische Untersuchungen über das Kleinhirn des Menschen. Psychiatrische en Neurol. Bladen, Amsterdam, 1915.

Brouwer und Coenen. Ueber die Oliva inferior. Journal für Psychologie und Neurologie, Bnd 25, 1919.

Brunner. Bemerkungen zum Aufbau des Hirnstammes der Cetacëen mit besonderer Berücksichtigung der unteren Olive. Journ. für Neurologie, Bnd. 24, 1918.

Brunner. Beiträge zur Kenntnis der unteren Olive bei den Säugetieren. Monatschrift f. Ohrenheilk. 1918.

Cajal. Textura del sistima nervioso del hombre y de los vertebrados. Tome 11. Madrid 1904.

Cajal. Histologie du système nerveux de l'homme et des vertebrés. Paris 1909 (trad. p. Azoulay).

Essick. The corpus ponto-bulbare, a hitherto not described Nucleus in the human brain. Journal of anatomy. Vol. 7, 1907.

Essick. The development of the nuclei pontis and the nucleus arcuatus in man. Journ. of Anatomy. Vol. 13, 1912.

Jelgersma. Ueber den Bau des Saugetiergehirns. Morphologische Jahrbucher. Bnd. 15.

His. Über die Entwicklung des Riechlappens und des Riechganglions und über diejenige des verlängerten Marks. Verhandl. der Anat. Gesellsch. Berlin. 1889.

Holmes and Stewart. On the connection of the inferior olives with the cerebellum in man. Brain, Vol. 31, 1908.

Goldstein. Über aufsteigende Degeneration nach Querschnitts-Unterbrechung des Rückenmarks. Neurologisches Zentralblatt, 1910.

Kankeleit. Zur vergleichenden Morphologie der unteren Säugetierolive mit Bemerkungen über Kerne in der Oliven-Peripherie. Inaugural-Dissertation, Berlin, 1913; Archiv für Anatomie und Physiologie (Anat. Abteilung 1913).

Kölliker. Die Medulla Oblongata und die Vierhügelgegend von Ornithorrhynchus und Echidna (Leipzig, Engelman) 1901.

Kooy. On the oliva inferior. Folia Neurobiologica, Bnd. X, 1916.

Kooy. The inferior olive in Cetacea, Folia Neurobiologica, Bnd. XI, 1920.

Sabin. An Atlas of the medulla and Midbrain. Baltimore. The Friedenwald Company. 1901.

Weed. A reconstruction of the nuclear masses in the lower portion of the human brainstem. Publication N°. 191 of the Carnegie-institution in Washington, 1914.

Ziehen. Das Zentralnervensystem der Monotremen und Marsupialier (Zweiter Teil, Microsc. Anatomie. Zweiter Abschnitt: der Faserverlauf im Gehirn von Echidna und Ornithorhynchus etc.). Semons Forschungsreisen, Jena, Fischer, 1908.

Ziehen. Central-Nervensystem II, Jena, Fischer.

ADDENDA ET CORRIGENDA.

Ad. S. 6. O. VAN DER STRICHT hat auch in den Riechnervenzellen (siehe die Tafel dem Titelblatt gegenüber) das Zentrosom nachgewiesen (Mémoires de l'Académie royale de médicine de Belgique, Tome 20, 1909) und zwar in dem sog. Riechhaar, an dessen Spitze, wo es von einer sternförmigen Zone umgeben ist. Er weist auch darauf hin: „dans les neurones visuels, olfactifs et les cellules sensorielles auditives le centrosome engendre un appareil tout particulier qui reçoit directement l'excitation nerveuse".

Ad. S. 11. Wie träge die Leitungsschnelligkeit in dem primitiven asynaptalen Gangliensystem ist, geht hervor aus den Versuchen PARKERS. Sie variiert bei Metridium (bei 21° C.) von 1,20 bis 1,45 cm. pro Sekunde.

(Siehe: The rate of transmission in the nerve net of the coelenterates; Journ. of general Physiology, Vol. 1, 1918).

Ad. S. 19. Die sensibeln sympathischen Fasern besitzen wohl eine Markscheide. (LANGLEY ist hier unrichtig zitiert).

Ad. S. 24. Über die der Zusammensetzung der NISSL'schen Körperchen möchte ich noch folgendes bemerken:

In fast allen Zellen kommen Stoffe vor, welche mit der metabolischen Oxydation der Zelle in Zusammenhang stehen und *Oxydasen* genannt werden. Man findet dieselben (KATSUNUMA, MARINESCO [1]) in allen Teilen des Neurons, mit Ausnahme des Achsenzylinders.

Die Verteilungsweise der Oxydasen in dem Neuron stimmt auch in anderen Hinsichten überein mit der der NISSL-Schollen. Sie sind — wie diese — zahlreicher, je nachdem der Kern ärmer ist an Chromatin.

Es handelt sich dabei um eisenphosphorhaltige Fermente, welche aus dem Kern hervorgehen. (Der Eisengehalt des Kernes nimmt ab, je nachdem die Oxydasen im Protoplasma zunehmen).

Da die Tigroïdschollen auch Eisen enthalten, ist es wahrscheinlich, daß die Oxydasen denjenigen Bestandteil der NISSL-Körper bilden, welcher dem Kern enstammt. E. HOLMGREN hält es für wahrscheinlich, daß sie von azidophilen Chromiolen herrühren, welche bei ihrem Uebergang in dem Protoplasma basophil werden und sich mit lipoïdähnlichen Stoffen aus dem Zelleib (Trophospongium) verbinden (persönliche Mitteilung).

Daß eine gewisse Verwandtschaft besteht zwischen Oxydasen und Lipoïden hat auch VERNON betont.

[1]) MARINESCO. Recherches histologiques sur les Oxydases.
— — — — Recherches histologiques sur les Oxydases et les Peroxydases.
Comptes rendus de la Société de Biologie, de Paris, Tome 82, 1919.

Ad. S. 41. Die Funktion der akzessorischen Muskelnerven ist noch nicht sicher bekannt.

Nach S. DE BOER beherrschen sie den mechanischen Muskeltonus. Indessen ist in den betreffenden Muskeln nach Fortnahme dieser Systeme nur eine leichte Hypotonie zu beobachten (DUSSER DE BARENNE, v. BRÜCKE), welche außerdem nach einigen Tagen bis Wochen wieder verschwindet. Vielleicht, daß der chemische Muskeltonus (MANSFELD und LUKACS) von diesem System beherrscht wird.

Ad. S. 42—44. Die ausführlichste Darstellung der Literatur über das Chorioidalgewebe in der Metabolie des Nervensystems findet sich bei GOUDSMIT: Experimental Investigations with trypanblue in connection with the intraspinal treatment of tabes and paralysis. Inauguraldissertation, Amsterdam, 1920. (*Neurotherapie*, Amsterdam, 1920).

Ad. S. 95 u. w. Der galvano-tropische Charakter des neurobiotactischen Prozesses ist neuerdings von INGVAR in HARRISON's Laboratorium experimentell bewiesen worden, ebenso wie der opposit galvano-tropische Charakter von Dendrit und Achsenzylinder, und das perpendikuläre Auswachsen von Neuroblasten auf einem Stromleiter (Proceedings of the Society for experimental Biology and Medicine, 1920).

Ad. S. 200. Die Reihenfolge, in der die Strychnindermatome gefunden wurden, ist: DUSSER DE BARENNE, KLESSENS, DE BOER.

Ad. S. 210. Empfindungs-Modalitäten, lies: -Qualitäten.

Ad. S. 281. NORRIS und HUGHES (Journal of Compar, Neurol. Vol. 31, 1920, S. 368) fanden, daß bei Squalus acanthias nicht nur der VII, sondern auch der IX und X ihre allgemeinen Haut-Äste verloren haben.

Ad. S. 311. Daß die LABORDESche Methode der rythmischen Zungentraktion bei wirklicher Asphyxie einen günstigen reflektorischen Einfluß ausübt, wie PHILIPS (Arch. internation. de Phys., Tome II, 1904) bestätigte, wird von PREVOST und BRAÏLOWSKY (Compt. rend. Soc. de Biol. de Paris, 1906, T. II und Rev. med. de la Suisse romande, 1907) bezweifelt. Diese Autoren sehen den Vorteil dessen nur in der mechanischen Oeffnung der Larynx durch Hebung der Epiglottis.

Ad. S. 425. Fig. 196 Vesperinga noctula, lies: Vesperugo noctua.

Ad. S. 429. Wahrscheinlich sendet der magno-zelluläre, ventrale Cochleariskern der Säuger auch Fasern ins Zerebellum (WINKLER), wie es von BOK bei den Vögeln nachgewiesen wurde. (vergl. den zweiten Abschnitt dieses Buches, S. 727).

Ich verdanke es der Genauigkeit meiner Korrektoren, der Herren L. HELLMANN, O. FRICKE, H. RÖDER und Fräulein K. VON WRANGEL, daß die sprachlichen Textfehler nur gering und nicht störend sind.

Diejenigen, welche noch vorkommen, sind eine Folge nachträglicher Veränderungen und für meine Verantwortlichkeit.

C. U. A. K.

SACHREGISTER.

A.

Abducenskern, siehe Nucleus VI.
Abflachung des Rückenmarkes, S. 113.
Absteigende Geschmacksbahnen, S. 144.
Acanthias vulgaris, S. 461; Fig. 30, 34A, 171, 212, 214C.
Acanthopterygii, S. 138.
Accessoriuskern, siehe Nucleus XI.
Achsenzylinder, siehe Neurit.
Acipenser, S. 138; Fig. 30.
Adventitia gliosa, siehe Membrana limitans vasculosa.
Akkumulation der sensiblen Wurzelfasern, S. 128, 153, 208, 212, 239; Fig. 93, 94.
Akzessorische Fasern, S. 40.
Akzessorische Innervation, S. 41.
Alkalichloriden, S. 12, 65, 66, 67, 68.
Alligator sklerops, S. 330, 494, 495; Fig. 136, 181, 238, 239, 240B, 245, 247, 249.
Alternieren von Vorder- und Hinterwurzeln, S. 102, 114, 122, 136, 149, 158, 228, 229.
Amakrinen, S. 22, 23.
Amblyostoma, S 327.
Ameiurus melas; Fig. 126.
Amia calva, S. 386, 472.
Ammocoetes, S. 23, 114, 319, 320.
Ammodytes, S. 484.
Amphibien, S. 1, 234, 235, 250, 251, 276, 368.
  Motorisches System der —: S. 486-489, 565, 566.
  Octavo-lateralissystem der —: S. 392 398, 445.
  Oliva inferior der —: S. 601, 623.
  Retikuläre Kerne der —: S. 581, 621, 622.
  Rückenmark der —: S. 145—157, 250, 251.
  Sensible Branchialnerven der —: 293—298, 357.
  Trigeminus der —: S. 326, 327, 361.
Amphioxus, S. 48, 49, 228, 245, 246, 275.
  Branchialnerven von —: S. 101.
  Kopfmuskulatur von —: S. 101, 450, 456.
  Medulla oblongata von —: S. 271—279.
  Octavo-lateralissystem von —: S, 363.
  Rückenmark von —: S. 99—112, 245, 246.
  Sehzellen von —: S. 6—9; Fig. 50—52.
Amphiuma, S 394.
Amphizyten, S. 49.
Ampulla posterior, S. 381.
Anacanthini, S. 138.
Anaxonen, siehe Amakrinen.
Angius fragilis, Fig. 82.
Anguilla S. 385, 484.
Anneliden, S. 33.
Anodotropisches Wachstum, S. 66.
Ansa Vieussenii, S. 194; Fig. 100.
Antennarius histrio, S. 138, 140.
Anura, S. 156, 368, 393.
Apertura inferior, siehe Foramen Magendi.
Aperturae laterales, siehe Foramina von Luschka.
Apolare Ganglienzellen, S. 23.
Aquaeductus Sylvii, S. 267, 398.
Brachnoïdea, S. 182, 225, 226.
Archencephalon. S. 99.
Arctomys marmota, S. 220; Fig. 114.
Area statica, siehe Tuberculum staticum.
Arius, S. 80; Fig. 130.
Arthropoden, S. 13, 32, 33, 41.
Assimilation
  protometamere —: S. 123.
  auximetamere —: S. 123, 124, 133, 453.
Assoziation gleichzeitiger Reize, S. 560, siehe auch Korrelation.
Assoziationsbahnen, S. 131; Fig. 66.
Astrozyten, S. 45, 49, 166, 182, 224.
Asynaptales Netzwerk, S. 11, 22, 76.
Aszidien, S. 99.
Atelidae, S. 214; Fig. 321B, 322.
Auerbach'sche Endfüsschen, S. 31.
Augenmuskelnerven bei Myxinoïden, S. 113.
Ausläufertheorie, S. 51, 52, 53.
Aussenfaden, S. 18.
Autonome Gliazellen, siehe Astrozyten.
Autonomes System, S. 21.

Auximetamere Assimilation, siehe Assimilation.
Axolotl, S. 155, 326.
Axonhügel, S. 12, 18, 31, 69, 343, 344.
Axonkappe, S. 31, 75, 388; Fig. 176 A, B.
Axonreflex, S. 20, 528.
Azidosis, S. 26.

B.

Bahn von Edinger, siehe Edinger'sche Fasern.
Bahnen des Rückenmarks, siehe weiter Tractus.
Absteigende —, bei Plagiostomen, S. 131, 132.
Absteigende —, bei Teleostiern, S. 143, 144.
Sekundäre, endogene —, bei Plagiostomen, S. 129.
Sekundäre —, bei Teleostiern, S. 142.
Sensibilitätsbahnen, 155.
Bahnung, S. 71.
Balistes, S. 138.
Bartenwal, S. 185.
Batrachus, S. 138.
Bau der Neuronen, S. 55–60.
Bdellostoma Dombey, S. 456; Fig. 205 C.
Bechterew'scher Kern, S. 400, 407, 410, 417, 418, 437.
Berührungssinn, S. 111, 212.
Bipolarität der Zellen, S. 13, 15, 16.
Bindegewebe der peripheren Nerven, S. 53, 54.
Bisschoff'scher Kern, S. 216; Fig. 88
Bisschofsstabzellen, S. 16; Fig. 11A, 432, 448.
Blennius, S. 8.
Boa constrictor, Fig. 153.
Bogenfasern His', S. 108, 119, 154, 178, 214, 215, 229, 321, 371, 402; Fig. 65, 77, 89, 90.
Bogenfasersystem, siehe Bogenfasern.
Bogenfaserzellen, siehe auch Kommissurzellen.
Bos taurus, S. 210; Fig. 273.
Bradypus, S. 185.
Branchiale Muskulatur, S. 450.
Branchialnerven, S. 269, 271, 273, 345–352.
Amphibien: mot.: S. 298 und Kap. V.
sens.: S. 293–298, 357.
Plagiostomen. mot.: S. 284 und Kap. V.
sens.: S. 281–284, 356, Addenda.
Reptilien: mot.: S. 301 und Kap. V.
sens.: S. 298–302, 357, 358.
Säuger: mot.: S. 312, 313 und Kap. V.
sens.: S. 305–313, 358, 359.
Teleostier: mot.: S. 293 und Kap. V.
sens.: S. 284–293, 356, 357.
Vögel: mot.: S. 304, 305 und Kap. V.
sens.: S. 302–305, 358.
Zyklostomen: mot.: S. 281 und Kap. V.
sens.: S. 279–281, 355.
Branchialregion, S. 101, 102.
Branchiospinale Nerven, S. 273, 345.
Branchiostoma carribaeum, S. 109, 110; Fig. 52.
Brown-Sequard'sche Läsion, siehe Halbseitenläsion
Brückenbeuge, S. 267.
Bufolarve, S. 154.
Bulbus olfactorius, Fig. 11 B.
Bündel von Flechsig, siehe Flechsig'sches Bündel. } Siehe weiter
Bündel von Gowers, siehe Gowersches Bündel. } Tractus.
Büngner'sche Banden, S. 52.
Burdach'scher Kern, siehe Nucleus cuneatus.

C.

Cacatua roseicapilla, Fig. 88 B.
Caducibranchiaten, S. 370, 487.
Cajal'scher Kern, S. 305.
Calamoichthys calabaricus, Fig. 221 A.
Calamus scriptorius, S. 101, 266, 273, 320, 346, 474, 505; Fig. 222.
Callionymus lyra, S. 138, 385.
Callithrix, S. 174.
Campus triangularis funiculi lateralis Borchert's, S. 125, siehe auch: Marginales Dendritennetz.
Canalis infraorbitalis, S. 364; Fig. 164.
Canalis mandibularis, S. 364; Fig. 164.
Canalis supraorbitalis, S. 364; Fig. 164.
Canis familiaris, S. 517; Fig. 281, 282, 283.
Carcharias glaucus, S. 123; Fig. 125.
Carpiodes velifer, Fig. 127 A.
Casuaris, Fig. 253.
Catharistes urubu, Fig. 156.
Catostomus, S. 138; Fig. 165 A.
Cauda equina, S. 134, 135, 157, 167, 182; Fig. 67 C, 68.
Cavia aperea, S. 220; Fig. 116.
Cavia cobaya, S. 14, 220, 341.
Cebus fatuellus, S. 174, 209, 210, 223; Fig. 115.
Centrosomen, siehe Zentrosomen und Diplosomen.
Ceratodus, S. 43. Fig. 237 A.
Chamäleon, S. 165; Fig. 248.
Chelone midas siehe Schildkröte.
Chemischer Sinn, S. 111, 112, 120, 277.
Chemotaxis, S. 46, 57, 58, 59, 61.
Chimaera, S. 368, 601.
Chiropteren, S. 186.

Chlamydoselachus, S. 282.
Choloepus, Fig. 93.
Chorda dorsalis, S. 102.
Chorda tympani, S. 312, 314, 359, 360.
Chorioid. S. 42, 43, 44, Addenda, Fig. 30.
Chromatine, S. 24.
Chromidialsubstanz, siehe Tigroidsubstanz.
Ciconia alba, S. 303; Fig. 251, 260.
Cisterna magna posterior cerebelli, S. 266.
Clarkesche Säule, S. 206, 207, 217, 241; Fig. 108, 109. Siehe auch Stilling'scher Kern.
Clupea harengus, S. 325, 385.
Cochlea, S. 365.
Coelenteraten, S. 7, 12, 29, 33, 41, 76.
Coelom, S. 449, 450.
Columba, S. 405.
Colymbus, S. 303, 510; Fig. 255.
Commissura accessoria, S. 130, 166.
Commissura ansulata, Fig. 236 A.
Commissura anterior, S. 154, 158, 207.
Commissura cerebelli, S. 372.
Commissura dorsalis, S. 155, 166.
Commissura infima, S. 280, 283, 284, 297, 302, 305.
Commissura intertrigemina, S. 327; Fig. 148.
Commissura posterior, S. 512.
Commissura protoplasmatica anterior, S. 125, 149, 166; Fig. 77.
Commissura protoplasmatica posterior, S. 119, 129, 131, 207.
Common final path Sherrington's, S. 71, 231, 232, 291, 293, 390, 436, 573, 593, 596.
Conus terminalis, S. 183.
Coregonus adspergus, S. 138.
Coregonus albus, S. 138.
Corpus posticum siehe Corpus quadrigeminum posticum.
Corpus quadrigeminum anticum, S. 403, 515. Siehe auch: Tectum opticum.
Corpus quadrigeminum posticum, S. 381, 398, 403, 432, 515; Fig. 443, 200 A. Siehe auch: Torus semicircularis.
Corpus restiforme, S. 428, 429; Fig. 158, 199.
Corpus trapezoides, S. 515; Fig. 186.
Cortisches Organ, Fig. 165 C.
Corvina nigra, S. 138.
Crista acustica, S. 379; Fig. 165 B.
Crista cerebellaris, S. 371, 375; Fig. 167, 169, 170.
Crista neglecta, S. 381, 385, 404, 405.
Crocodilus porosus, siehe Krokodile.
Crustaceen, S. 27, 103, 146.
Ctenolabrus adspersus, S. 138.
Ctenolabrus pavo, S. 138.
Cyclopterus lumpus, S. 138,
Cyclostomen, siehe Zyklostomen.
Cynoscion regalis, S. 385, 442.
Cyprinoiden, S. 368. Siehe Zyprinoiden.

D.

Dach des Mittelhirnventrikels, S. 100, 153. Siehe auch Tectum opticum.
Dactylopterus, S. 138.
Dammonia, S. 165, 174.
Darkschewitsch'scher Kern, S. 512, 549, 592, 594; Fig. 295.
Decussatio veli, S. 155.
Deiters'scher Kern, S. 218, 381, 386, 400, 402, 407, 417, 418, 419, 559, 573, 595; Fig. 186, 192, 243, 288.
Deiters'sche Zellen, S. 379, 401.
Delphinus delphis, S. 277.
Dendrit, S. 12, 29.
Dendritenausbreitung in der Substantia gelatinosa Rolandi, S. 205; Fig. 107.
Dermatomen, siehe Segmentierung.
Desmognathus, S. 327.
Diagramme viscero- und somato-motorischer Kerne, S. 455, 491, 497. Tafel II und III.
Amphibien Fig. 237.
Ganoiden und Teleostier, Fig. 221, 222, 224, 226 230.
Plagiostomen, Fig. 212, 214. 220.
Reptilien, Fig. 240.
Säuger, Fig. 264, 273, 284, 285, 286.
Vögel 255, 262.
Zyklostomen, Fig. 205.
Dichotomie, S. 106, 108, 109, 118, 128, 142, 153, 164, 179, 208, 319, 372, 380, 395.
Didelphys, S. 174, 209, 210, 223; Fig. 264 B, 266.
Diktyokinese, S. 26.
Dinosaurier, S. 157.
Diodon, S. 133.
Diplosomen, S. 6, 7, 9, 18, 29, 44, 69; Fig. 2, 4, 4 A, 165 B. Siehe auch Zentrosomen.
Dipnoi, S. 138, 156.
Direkte Pyramide, siehe Pyramidenvorderstrang.
Direkt reflektorische Elemente, S. 387, 388, 389, 390.
Direkter Uebergang van Fibrillen im Vestibulairapparat, S. 75, 76; Fig. 23.
Diskriminationssinn, S. 37, 155, 165, 210. 211, 212, 339.

Dorsale Kleinhirnbahn Flechsig's, siehe Tractus spino-cerebellaris dorsalis.
Dorsales grobfaseriges Bündel von Lenhossek, S. 128.
Dorsalzellen, siehe Intramedulläre Ganglienzellen.
Dorso-lateral-linie, S. 197.
Dorso-mediales Bündel im Rückenmark der Zyklostomen, S. 118.
Dreikantenbahn Helweg's, siehe Tractus spino-olivaris.
Ductus endolymphaticus, S. 67, 385; Fig. 171, 179.
Dura mater, S. 156, 166, 182, 227.
Duval'scher Kern, S. 519; Fig. 269.
Dynamische Polarisation, S. 12, 25, 57, 58, 59, 60, 63.

E.

Echidna, S. 184, 338, 341, 344, 414, 513, 531, 604; Fig. 158, 194, 264A, 275, 276, 318.
Edinger'sche Fasern, S. 130, 143, 153, 206, 207, 211, 216, 217, 235, 238, 330, 340, 349; Fig. 66. S. auch Tractus spino-mes.
Edinger-Westphal'sche Kerne, S. 500, 511, 549, 551, 552, 560; Fig. 293, 297.
Effektorisches System der Medulla oblongata, S. 449, 450. Siehe weiter: Motorisches System.
Eidechsen, S. 157, 160, 236; Fig. 81.
Eimer'sches Organ, S. 50, 335.
Einflusz von nicht-nervösen Elemente, S. 58.
Einleitung, S. 1—4.
Einstülpung der medialen Spalte des Aquaeduktes, S. 469.
Einteilung der Oblongata, S. 267, 268; Fig. 120.
Ekphorie, S. 2, 4.
Elektrische Zellen, S. 137, 232.
Elephas indicus, S. 209, 210, 223; Fig. 323B.
Eminentiae ventrales, S. 168, 170.
Emys, S. 166.
Endfüszchen, S. 46, 224, 225; Fig. 32A.
Endkapillaren im Rückenmark, S. 225.
Endkorb, S. 12; Fig. 22.
Endogene Fasern bei Zyklostomen, S. 119.
Endogene Neuronen, S. 119.
Endoneurium, S. 53, 54.
Endorgane von Rollet und Sachs, S. 38.
Endorgane (sensible), S. 35, 163, 165.
Endorrhachis, S. 121, 133, 145, 156.
Endplatte, S. 12, 194.
Engramm, S. 2. Siehe auch Innerungsvermögen.
Entelechie von Aristoteles, S. 2, 3, 4.
Entstehung der Muskeln, S. 449, 450.
Ependym, S. 42, 44, 45, 46, 47, 48, 58, 224; Fig. 31, 32.
Epibranchialplakoden Kupffer's, siehe Keimenspaltorgane.
Epikritisch, siehe Gnostisch.
Eräußerung, siehe Ekphorie.
Erethizon dorsatus, S. 220.
Erinnerung, siehe Ekphorie.
Eunectes, Fig. 152.
Evertebraten, S. 22, 23, 27, 32, 41, 99, 103, 146.
Exocoetes evolans, Fig. 224C.
Exstirpation des Ganglion Gasseri, S. 314, 315, 336; Fig. 159.
Exstirpation der Trigeminus siehe Trigeminus-exstirpation.
Exterorezeptive Reize, S. 1.

F.

Faden von Reissner, siehe bei Reissner.
Facialiskern siehe Nucleus VII.
Facialisspeichelzentrum, S. 539; Fig. 281.
Fasciculus, siehe auch Tractus.
Fasciculus longitudinalis centralis, sive posterior, sive medialis, S. 63, 64, 142, 193, 218, 296, 512, 559, 574, 576, 577, 581, 591, 596; Fig. 34A, 176B, 216.
Fasciculus longitudinalis lateralis, S. 381, 390, 391; S. 397, 398. Fig. 177;
Fasciculus medianus Stieda's, S. 577.
Fasciculus respiratorius, S. 297.
Fasciculus rubro-spinalis, siehe Tractus.
Fasciculus sacralis postero-medialis, S. 208.
Fasciculus solitarius, S. 281, 282, 283, 285, 286, 296, 297, 298, 299, 300, 302, 303, 304, 305, 308, 309, 311, 326, 337, 338, 347, 523; Fig. 134, 138, 141, 142, 143, 213.
Fasciculus solitario-spinalis, S. 308.
Fasciculus Thomasi, S. 218, 308.
Fasciculus triangularis intercalatus, S. 310.
Fasciculus uncinatus, S. 180.
Faser.
Akzessorische—, siehe A.
Bogen—, siehe B.
Kollateral—, S. 40

v. Lenhossek'sche —, S. 171, 172; Fig. 86.
Mauthner'sche —, S. 144.
Reissner'sche —, siehe R.
Spino-oliväre —, siehe Sp.
Telktale —, S. 132.
Timofeew'sche —, S. 35.
Fasernetz siehe Neuropilem.
Fasertrichter von Cattani und Bezzonico, S. 28, 53.
Feldmans, siehe Sorex vulgaris.
Fettstoffe im Nervensystem, S. 27. Siehe auch: Lipochrome, Lipoid und Myelin.
Fibrae arcuatae dorsales, S. 381, 396.
Fibrae arcuatae internae, S. 216, 379.
Fibrae concomittantes trigemini, S. 338.
Fibrae dorsales vestibulares, S. 387; Fig. 175.
Fibrae praetrigeminales, S. 214, 215.
Fibrae transversae trigemini, S. 339; Fig. 161.
Fibrillen, siehe Neurofibrillen.
Fibrillogene Masse, S. 51.
Fierasfer homeï, S. 138.
Fila olfactiva, S. 28; Fig. 1.
Filum terminale, S. 134, 148, 155, 156, 157, 167, 182, 227; Fig. 67 B, 73, 74 A.B.
Final common path, siehe Common path.
Fissura mediana anterior, S. 186.
Flächenausdehnung der Dendriten, siehe Querstand u. s. w.
Flechsig'sches Bündel, S. 217, 242; s. auch Tractus spino-cerebellaris.
Flocculus cerebelli, S. 618, 620.
Flügelplatte der Oblongata, S. 346.
Foramina von Magendie und Luschka, S. 44, 226, 266.
Frommann'scher Bogen, S. 50.
Frommann'sche Linien, S. 50.

G.

Gadiden, S. 278, 291, 292, 385; Fig. 132, 226 A.
Galeus canis, Fig. 213.
Gallertröhre, siehe Lorenzini'sche Ampullen.
Gallus domesticus, S. 174; Fig. 84.
Galvanotaxis, S. 61. 65, 66, 67, addenda.
Ganoiden und Teleostier, S. 231—234, 248—250. 276.
Intramedulläre Zellen bei —, S. 138.
Motorisches System der —, S. 471—486.
Octavo-lateralissystem der —, S. 382—392, 441. 445.
Rückenmark der —, S. 133—145, 248, 249, 250.
Siehe auch: Teleostier.
Ganglia, S. 32, 33.
Ganglienzellen, S. 5, 10, 11, 138; Fig. 5, 6, 7, 8, 9, 10.
Ganglion cervicale medius, S. 194.
Ganglion cervicale inferius, siehe Ganglion Stellatum.
Ganglion cervicale superius, S. 194; Fig. 100.
Ganglion ciliare, S. 317.
Ganglion Gasseri, S. 14, 314, 315.
Ganglion geniculatum mediale, S. 217, 432; Fig. 200 B.
Ganglion geniculi, S. 314.
Ganglion habenulare, S. 33.
Ganglion interpedunculare, S. 33.
Ganglion isthmi, S. 33, 349, 403, 432.
Ganglion jugulare, S. 305, 309.
Ganglion maxillo-mandibulare, S. 320.
Ganglion nodosum, S. 309, 505.
Ganglion stellatum, S. 194; Fig. 100.
Ganglion superius glossopharyngeï, S. 305.
Gaskell'sche Kerne, S. 160, 167, 168, 170, 187, 236, 237, 238.
Gasterosteus, S. 481.
Gazella dorcas, S. 204.
Gehirn Homologon des — S. bei Wirbellosen, S. 99.
Gehör von Fischen, S. 391, 392.
Gehörstheorien, S. 441, 442.
Gelenksinn, S. 211, 212.
Genu inferius VII, siehe Kniebildung der Facialiswurzelfasern (S. auch Tafel III).
Geschmack, S. 274—279, 285, 313—316, 355.
Geschmacksbecher, S. 277, 353, 354; Fig. 122.
Geschmacksknospen, siehe Geschmacksbecher.
Geschmacksleitung und Trigeminus, S. 313—316.
Geschmacksporus, S. 275.
Geschmackszellen, S. 29, 275.
Gesetz der Assoziation, S. 62.
Gesetz der Neurobiotaxis, siehe Neurobiotaxis.
Gesetz von Weber-Fechner, S. 278.
Glia, siehe Neuroglia.
Gliakammerzellen, Held's, S. 46.
Gliazellen, S. 45, 46, 132, 144; Fig. 31 B.
Globuloblasten, S. 42.
Glossopharyngenskern, siehe Nucleus IX.
Glossopharyngeus Speichelzentrum, S. 539; Fig. 282.

Glossopharyngeus- und Vagusschleife, S. 306.
Glycogen, S. 44.
Gnostische Projektion der Sensibilität, S. 216.
Gnostischer Sinn, S. 3, 37, 155, 211, 237, 365.
Gobius, S. 385.
Goll'scher Kern, siehe Nucleus gracilis (und Hinterstrangkerne).
Gowersches Bündel, S. 217, 242.
Grand noyau central Sano's S. 170.
Grandry'sche Körperchen, S. 29, 35, 37, 52, 331; Fig. 154 A.B.
Graue Substanz.
im Rückenmark der Amphibien, S. 151, 234.
im Rückenmark der Plagiostomen, S. 124, 125.
im Rückenmark der Reptilien, S. 159.
im Rückenmark der Säuger, S. 186, 187, 209, 223, 240, 241; Fig. 94–99, 118.
im Rückenmark der Teleostier, S. 141, 233.
im Rückenmark der Vögel, S. 237, 238.
im Rückenmark der Zylklostomen, S. 229.
Gravi-statik, S. 217, 322.
Grenz der Oblongata, S. 519.
Grenzstrang des Sympathicus, S. 19, 20.
bei Amphibien, S. 154.
bei Plagiostomen, S. 122, 129, 230.
bei Säugern, S. 194; Fig. 100.
bei Teleostiern, S. 138, 232.
Gudden'sches Bündel, siehe Tractus mammilo-tegmentalis dorsalis.
Gudden'scher Kern siehe Nucleus reticularis dorsalis tegmenti.
Gymnodontes, S. 138.
Gymnotus electricus, S. 137.

H.

Haarzellen, Fig. 165,
Haien, S. 133–145, 160, 162.
Hakenbündel, siehe Fasciculus uncinatus.
Halbseitenläsion, S. 211.
Halicore dugong. S. 185.
Haube, siehe Tegmentum.
Hauptolive, S. 603, 604, 605, 608, 609, 614; Fig. 319 A, 321 AB; Fig. 322, 323 AB, 224 AB, 325 AB, 326 AB.
Held'sche Kreuzung, S. 429.
Helweg'sche Bahn, siehe Dreikantenbahn.
Hemitripterus, S. 138.
Henle'sche Nervenscheide, S. 37, 38, 39, 54; Fig. 28 B.
Heptanchus, S. 274, 281, 282; Fig. 124, 214 A.
Herbert'sche Körperchen, S. 36, 37, 331; Fig. 27.
Hexanchus, S. 274, 281, 282, 377; Fig. 30, 214 B.
Hinterhörner im Rückenmark der
Amphibien, S. 150, Fig. 75.
Plagiostomen, S. 124, 128, Fig. 63, 66.
Reptilien, Fig. 79, 80.
Säuger, S. 202–208, 240.
Teleostier, Fig. 69, 70.
Vögel, S. 168, 237. Fig. 84.
Hinterstrangareal, S. 128, 173, 174; Fig. 87.
Hinterstränge.
bei Amphibien, S. 151, 235.
Amphioxus, S. 106.
Plagiostomen, S. 127.
und Pyramidenbahn, S. 220, 243; Fig. 116.
Reptilien, S. 165.
Säuger, S. 208, 209, 210, 242.
Teleostier, S. 140.
Vögel, S. 173, 174, 176, 238; Fig. 87.
Zyklostomen, S. 117.
Hinterstrangskerne (s. auch Nucleus cuneatus und N. gracilis), S. 597.
Reptilien, S. 165; Fig. 80 B.
Säuger, S. 213–216, 242, 243; Fig. 111, 112, 113.
Vögel, S. 165, 176, 238, Fig. 88.
Hinterwurzelbündel, laterales, S. 164.
Hinterwurzelfasern, S. 174, 176; Fig. 87.
Aufsteigende –, S. 127, 128, 153.
motorische –, siehe Fasern von Lenhossek.
im Seitenstrang, S. 128.
Reptilien S. 165, Fig. 80.
Hinterwurzel.
Amphibien, S. 149, 151, 153, 154, 155, 234.
Viscero-motorische Fasern in –, S. 154.
Amphioxus, S 104, 228.
Intra-medulläre Zellen in –, S. 105.
Somato-sensible Elemente in –, S. 106.
Viscero-motorische Elemente in –, S. 104 106.
Viscero-sensible Elemente in –, S. 106.
Plagiostomen, S. 126, 230, 231.
Intra- und Extra-medulläre Ursprungszellen in –, S. 118, 126, 139.
Viscero-motorische Fasern in –, S. 126, 129
Viscero-sensible Fasern in –, S. 128, 129.
Reptilien, S. 161, 162, 164, 165, 236; Fig. 82.
Intramedulläre Zellen: S 162.
Somatosensible Fasern, S. 162.
Viscero-motorische Fasern, S. 161.
Viscero-sensible Fasern, S. 162.
Säuger, S. 187, 239, 241.
Somato-sensible Fasern, S. 196–203.
Viscero-sensible Fasern, S. 196.
Teleostier, S. 137, 138, 140, 141, 232, 233.
Intra- und supra-medulläre Zellen, S. 138, 139 140.
Somato-sensible Fasern, S. 138.
Viscero-motorische Fasern, S. 137.
Viscero-sensible Fasern. S. 137.
Vögel, S. 172, 173, 176, 237; Fig. 85.
Somato-sensible Fasern, S. 172.
Viscero-motorische Fasern, S. 172.
Viscero-sensible Fasern, S. 172.
Zyklostomen, S. 117, 229.
Intra- und extra-medulläre Zellen, S. 117, 118, 139.

Hinterwurzel-Vorderhornreflex, S. 74, 75, 173; Fig. 38, 39, 63.
Hippocampus, S. 138.
Hippoglossus, S. 484.
Hirnganglion, S. 32, 33.
Hirnhäute, siehe Hüllen und Meninx.
Histologie des Nervensystems, S. 5–81.
Hodogenese, S. 56.
Hoffmann-Kölliker'sche Kerne, siehe Gaskell'sche Kerne.
Holozephalen, S. 368.
Horizontalzellen von Cajal, S. 16; Fig. 10.
Hörzellen, S. 9; Fig. 4AB.
Hüllen der Zentralorgane (s. auch Meninx) S. 41—49, 263, 264, 265.
Amphibien, S. 156.
Amphioxus, S. 112.
Ganoiden und Teleostier, S. 144, 145.
Petromizon, S. 121.
Plagiostomen, S. 132.
Reptilien, S. 166.
Säuger, S. 224—228.
Vögel, S. 182.
Hüllgewebe der peripheren Nerven, S. 49—55.
Hydrosaurier, siehe Krokodille.
Hyperthyrioidismus, S. 25.
Hypoglossuskern, siehe Nucleus XII.

I.

Infundibularorgan, S. 100.
Inkongruenz zwischen Rückenmark und Vertebralkanal, S. 135, 182, 183, 184, 185, 239; Fig. 92, 93.
Innerer Netzapparat Golgi's, S. 26; Fig. 19.
Innerungsvermögen, S. 2.
Innervation der Zunge, S. 515
Interorezeptive Reize, S. 1.
Interzelluläres Grau von Nissl, S. 32. Siehe auch Neuropilem.
Intra-arachnoidalraum, S. 53, 54, 226, 227.
Intraduralraum, S. 227.
Intragemmale Fasern, S. 27.
Intramedulläre Hinterwurzelzellen, siehe Zellen von Rohon und:
Intramedulläre Ganglienzellen, S. 117, 317, 318, 327, 359; Fig. 58, 59.
Intrazerebrale sensible Ganglienzellen, S. 317, 318, 321.
Intumescentia cervicalis et lumbalis, S. 148, 157, 158, 167, 185, 186; Fig. 79, 83, 84.
Irradiation des Reizstromes, S. 53, 71.
Isthmus, S. 267.

K.

Kaliber der peripheren Fasern, S. 387.
Kalkkonkremente in der Arachnoïdea, S. 225, 226.
Kalksäckchen, S. 156.
Kalksalze, S. 156.
Kappe, siehe Tegmentum.
Kasuar, S. 168, 302, 303; Fig. 88A, 138.
Kataphorese, S. 66.
Kaudale Regression, des Rückenmarkes S. 133.
Kern, siehe Nucleus.
Kernzone eines Dermatoms, S. 201.
Kettentheorie, S. 51, 52, 53.
Kiemenbogennerven, S. 101, 113.
Kiemenspaltorgane Froriep's, S. 346, 364; Fig. 164.
Kleinhirnseitenstrangbahn, S. 155, 180.
Kniebildung der Facialiswurzelfasern, S. 465, 531; Fig. 279 und Tafel III.
Kollateralen, S. 16, 19, 20, 153.
Kolossalzellen Rohde's, 106, 107, 108, 119, 229, 574.
Koordinatorisches System von Oblongata und Mittelhirn, S. 572— 621.
Kommissur, siehe Commissura.
Kommissur von Mauthner, siehe Commissura accessoria.
Kommissurfasern des Octavo-lateraliskernes, S. 390.
Kommissurzellen, S. 108, 129, 142, 143, 145, 146, 154, 158, 160, 166, 172, 178, 179, 281, 320, 321; Fig. 65, 72B, 77, 82, 89, 90.
Kopfganglien, siehe Kranialganglien.
Kopfmuskulatur von Amphioxus, S. 450—456.
Kornukommissurales Bündel, S. 207.
Körperchen (sensible).
von Grandry, siehe Grandry.
von Herbst, siehe Herbst.
von Krause, siehe Krause.
von Meissner, siehe Meissner.
van Vater-Pacini, siehe Vater.
Korrelation, S. 1, 4.
Korrelation zwischen Geschmacksinn und Tastsinn, S. 279, 284, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 297, 298, 316; Fig. 129, 130, 132, der Gravistatik und Photostatik, S. 381, 385 Zwischen Sensibilität, und Motilität S. 326, S. 326. Zwischen Vestibularis und Cochlearis, S. 433, 440. Zwischen zentrale Veränderungen

und periphere Differenzierungen, S. 515, 516, 517, 529, 532—537; Fig. 277.
Kranialganglien, S. 271; Fig. 121.
Krause'sche Körperchen, S. 35; Fig. 154, 155.
Krause'sches Respirationsbündelchen, S. 523.
Krause'scher Ventrikel, S. 184.
Kreuzung von Held, siehe Held.
Kreuzung von Monakow, siehe Monakow
Kreuzung der Pyramidenbahnen, siehe P.
Kreuzung der sekundärakustischen Bahn, S. 429, 430; Fig. 199.
Krinoïden, S. 29.
Kristalle in der Ganglienzelle, S. 26.
Krokodile, S. 157, 160, 170, 299, 300, 301, 327, 398; Fig. 80B, 135.
Krustazeeën, S. 27, 103, 146.
Kurzstrahler, S. 45, 224.

L.

Labrax, S. 138.
Labyrinth, siehe Vestibularapparat.
Lacerta, S. 166.
Lachsembryo, S. 8.
Lacunae marginales, S. 48.
Lacunae perivasculares, S. 48.
Laemargus borealis, Fig. 168.
Lagena, S. 379, 381, 385, 414, 415, 437.
Lama, Fig. 272, 274.
Langstrahler, S. 45, 224.
Lantermann'sche Schnürringe, S. 28, 53; Fig. 10, 165B.
Larven der geschwanzten Amphibien, S. 145, 146, 147.
Laterales Bündel, S. 202.
Lateralis und Octavussystem, S. 363—370, 443, 594.
Amphibien, S. 392—398, 445.
Ganoiden und Teleostier, S. 382—392, 444, 445.
Plagiostomen, S 374—382, 444.
Ueberblick, S. 434—441.
Zyklostomen, S. 370—374, 444.
Siehe auch Octavussystem
Laterale Schleife, siehe Fasciculus longitudinalis lateralis.
Lateralorgane, S. 368, 369, 434, 435; Fig. 168.
Leitungsschnelligkeit und Myelinausscheidung, S. 28, 78, 79. S. auch Addenda.
Leitungsverbesserungen während der Phylogenese, S. 73—81. S. auch Addenda.
Lemniscus lateralis, S. 397, 398, 403. Siehe auch Fasciculus longitudinalis lateralis.
Lemnoblasten, siehe Schwannsche Zellen.
Lenhossek'sche Zellen, siehe Zellen.
Leontopithecus, S. 174.
Lepidosteus, S. 44, 138; Fig. 221B.
Lepus' cuniculus, S. 210.
Lichtempfindlichkeit von Petromyzon, S. 120.
Lichtzellen von Amphioxus, Siehe Sehzellen.
Lichtzellen von Joseph, S. 101, 106.
Ligamenta denticulata, S 166, 182, 227.
Ligamentum laterale. S. 145, 146.
Ligamentum ventrale, S. 144, 145, 156.
Limbus spiralis, Fig. 165C.
Limitans superficialis siehe Membrana l. s.
Lipochrome in Ganglienzellen, S. 27; Fig. 6, 17.
Lipoidmembran, S. 27.
Liquor cerebrospinalis externus, S. 226.
Lissauer'sche Randzone. S. 178.
Lobus glossopharyngei et vagi, S. 286, 287, 288; Fig. 127A.
Lobus lineae lateralis anterioris, S. 371, 375, 377, 382; Fig. 170, 175.
Lobus nervis lateralis posterioris, 375, 382, 391; Fig. 169, 173, 174.
Lobus sensibilis, S. 136, 141.
Lobus vagi, S. 280, 282.
Logetik, S. 4.
Lophius piscatorius, S. 133, 134, 138, 139, 141, 142, 385; Fig. 68, 70, 145, 146, 226B.
Lophobranchii, S. 138.
Lophortyx, californicus, Fig. 317.
Lorenzini'sche Ampullen, S. 369, 374, 435; Fig. 168.
Lota, S. 138.

M.

Macropus robustus, S. 209, 210, 515.
Macruridae, S. 369.
Maculae acusticae, S. 366, 385.
Macula neglecta, S. 379.
Malapterurus electricus, S. 137; Fig. 127B.
Marginales Dendritennetz, siehe auch Campus triangularis.
Amphibien, S. 149, 234; Fig. 63, 77.
Plagiostomen, S. 124, 125, 130, 231.
Reptilien, S. 158, 161, 236.
Säuger, S. 240.
Vögel, S. 170, 237.
Zyklostomen, S. 118, 229.
Markausscheidung aus den Primitivfasern, S. 78, 79. Siehe auch Leitungsschnelligkeit.

Marklose Fasern, siehe Remak'sche Fasern.
Markscheide, S. 6, 7, 27, 48, 77, 78, 79, 80; Fig. 21.
Markumscheidung der Achsenzylinder, S. 77—81.
Massa granularis, S. 383.
Mauthner'sche Faser, S. 144, 233, 474.
Mauthner'sche Zelle, S. 75, 377, 385, 388; 389, 390, 395, 437, 579, 580, 581, 594; Fig. 24, 175, 176AB, 302, 303.
Mediale Schleife, siehe Schleife.
Mediales Bündel, S. 202.
Mediales sensibles IX und X Grau, siehe Nucleus intercalatus Staderini.
Medulla Oblongata, S. 266—363.
Allgemeines, S. 266—269.
Einteilung, S. 268; Fig. 120.
Sensibles System, S. 269—449.
Somato-sensibles Areal. S. 269, 280; Fig 120.
Viscero-sensibles Areal, 269, 280; Fig. 120.
Megalops cyprinoïdes, Fig. 221C, 222.
Meissner'sche Körperchen, S. 35, 52; Fig. 27 B.
Membrana basilaris cochleae, S. 405, 441; Fig. 165 C.
Membrana bucco-pharyngealis, S. 271.
Membrana fenestrata, S. 139.
Membrana intima piae, S 48.
Membrana limitans externa, s. superficiales, S. 45, 46, 121, 132, 225; Fig. 31A.
Membrana limitans gliosa perivascularis, siehe Membrana limitans vascularis.
Membrana limitans vascularis, S. 46, 47, 224; Fig. 32 B.
Membrana tectoria, S. 379, 441, Fig 165C.
Menidia, S. 293.
Meningen, siehe Meninx und Hüllen.
Meninx primitiva.
Amphioxus, S. 112.
Ganoïden und Teleostier, S. 144, 145.
Petromyzon, S. 121.
Plagiostomen, S. 133.
Meninx secundaria.
Amphibien, S. 156.
Reptilien, S. 166.
Säuger, S. 225.
Vögel, S. 182.
Mesenzephale Trigeminuskern, S. 217, 317, 322; Fig. 144, 147, 150, 151, 152, 156, 157, 162.
Metamere Anordnung, siehe Segmentierung.
Metathalamus, S. 155.
Metencephalon, S. 267.
Metridium, Addenda.
Mitochondrien, S. 25, 26, 79; Fig. 18.
Mitosen von Ganglienzellen nach der Geburt, S. 29.
Mitralzellen, S. 16; Fig. 11B.
Mittelhirn, S. 100, 101, 155.
Molge cristata, Fig. 237 B.
Mollusken, S. 27, 41.
Monakow's aberrierendes Seitenstrangbündel, siehe Tractus rubro-spinalis cruciatus.
Monakow'scher Kern, S. 418, 437. Siehe auch Nucleus cuneatus ext.
Monakow'sche Kreuzung, S. 429, 430.
Monoaxonismus, S. 68, 69, 70.
Monopolarität, S. 13.
Monopterus, S. 138; Fig. 147.
Monorrhinie, S. 99.
Mormyrus Cashive, S. 137, 369; Fig 174, 177.
Morphologie der nervösen Elemente, S. 5.
Motorischer Trigeminuswurzel, siehe Portio minor trigemini.
Motorisches System der Oblongata.
Amphibien S. 486—489, 565, 566.
Amphioxus, S. 450—456.
Ganoïden und Teleostier, S. 471—486; 564, 565.
Plagiostomen, S. 463—471, 563, 564.
Reptilien, S. 489—501, 566, 567.
Säuger, S. 513—553, 568—572.
Vögel, S. 501—513, 567.
Zyklostomen, S. 456—463, 562, 563.
Mugil chelo, S. 61.
Müller'sche Fasern, S. 114, 117, 118, 120, 132, 229, 230, 575, 576; Fig. 298.
Müller'sche Zellen, S. 387, 388, 574, 576; Fig. 298, 302.
Multipolarität der Ganglienzellen, S. 13, 16.
Muskelendigungen, siehe unter Nervenendigungen.
Muskelsinn, S. 146, 155, 211, 212.
Muskelspindel, S. 38, 156; Fig 28. Siehe auch Nervenendigungen.
Mus musculus, S. 209.
Mus rattus, S. 341.
Myelencephalon, S. 267.
Myelinscheide, siehe Markscheide.
Myelophagie, S. 48, 225.
Myomer, S. 452.
Myotom, S. 449, 451, 452.
Myrmecophaga jubata, S. 214, 215, 309; Fig. 267, 268.
Myxinoïden, S. 112, 113, 274, 319, 320, 321, 370.
Motorisches System der Oblongata, S. 461; Fig. 210 B, 211.
Rückenmarkswurzeln, S. 114, 115.

N.

Nebenolivensystem, S. 606, 608, 609, 614; Fig. 319, 320, 322—326 B.
Necturus, S. 294.
Negative Reflexe, S. 34.
Neoceratodus forsteri, S. 43. Fig. 237 A.
Neothalamische Kerne, S. 165.
Nervenendigungen
an Muskeln und Muskelansätzen, S. 37—42 Fig. 28, 29.
effektorische —, S. 39, 40, 41; Fig. 29.
freie grato-rezeptive, S. 35, 112.
freie intra-epidermale, S. 104.
freie, nozirezeptive, S. 34, 112, 278.
freie, protopathische, S. 112.
freie, rezeptive, S. 34, 155; Fig. 26.
Nervenfibrillen, siehe Neurofibrillen.
Nervenstränge, S. 32.
Nervenwurzeln. Siehe Hinterwurzeln und Vorderwurzeln.
Nervus abducens, S. 451. S. weiter bei Nucleus VI.
Nervi accelerantes, S. 194.
Nervus accessorius, S. 101, 158, 161, 172, 451, 457, 519. S. weiter bei Nucleus XI.
Nervus accessorius bulbaris, S. 519.
Nervus accessorius spinalis, S. 519.
Nervus acusticus, S. 153, 345. Siehe auch Octavussystem und Lateralis und Octavussystem.
Nervus apicis, siehe N. terminalis.
Nervi branchiales, siehe Branchialnerven.
Nervi branchio-spinales, siehe Branchiospinale Nerven.
Nervus cochlearis, S. 408, 409, 420, 421; Fig. 189, 194.
Nervus facialis, S. 101, 271, 274—317; 345—352. S. weiter bei Nucleus VII.
Nervus glosso-palatinus, siehe N. intermedus Wrisbergi.
Nervus glosso-pharyngeus, S. 101, 113, 153, 271, 274—314, 345—352, 451.
Nervus hypoglossus, S. 115, 147, 515, 554. S. weiter bei Nucleus XII.
Nervus intermedius Wrisbergi; S. 310.
Nervus Jacobsonii, S. bei Nucleus IX.
Nervi laterales, S. 101, 345, 364, 382, 391, 434.
Nervus lateralis anterior, S. 364, 369, 370, 372, 375, 376, 377, 382, 384, 385, 396; Fig. 166, 386.
Nervus lateralis facialis, siehe N. lat. anterior.
Nervus lateralis glossopharyngei, siehe N. lat. posterior.
Nervus lateralis posterior, S. 364, 370, 371, 372, 374, 375, 377, 382, 383, 384, 396; Fig. 173.
Nervus lateralis trigemini, siehe N. lateralis anterior.
Nervus lateralis vagi, siehe N. lateralis posterior. Siehe auch Lateralis und Octavussystem.
Nervus laryngeus superior, S. 313.
Nervus lingualis, S. 314.
Nervus maxillo-mandibularis, S. 101, 272.
Nervus octavus, S. 364, 370, 434, 436, 437, 467.
Amphibien, S. 393, 394, 395.
Plagiostomen, S. 379—382.
Reptilien. S. 398, 399, 400, 401; Fig. 183.
Säuger, S. 414, 427—430; Fig. 190
Teleostier, S. 385.
Vögel, S. 403—413.
Zyklostomen, S. 373, 374.
Nervus oculomotorius, S. 451; S. weiter bei Nucleus III.
Nervus olfactorius und Zetazeen, S. 277.
Nervus ophthalmicus profundus V, S. 100, 272, 451.
Nervus opticus bei Myxinoïden, S. 113.
Nervi peribranchiales, siehe Peribranchiale Nerven
Nervus recurrens facialis, S. 276, 285; Fig 126.
Nervus septalis, siehe N. terminalis.
Nervi spinales, siehe bei Hinterwurzeln und Vorderwurzeln.
Nervus terminalis bei Amphioxus, S. 100, 272, 451.
Nervus trigeminus, S. 101, 143, 153, 178, 205, 206, 271, 274, 316, 317, 318.
Amphibien, S. 326, 327, 361.
Amphioxus (Homologie) S. 318, 319.
und Facialisreflexe, S. 533, 534.
und periphere Geschmacksleitung S. 313—316. 345—352, 359, 360.
Plagiostomen, S. 321—323. 360.
Reptilien, S. 327—331, 361.
Säuger, S. 335—345, 362.
Teleostier, S. 323—326, 360
Vögel, S. 331—335, 361, 362.
Zyklostomen, S. 319—321, 360.
Nervus trochlearis, S. 454, 455. S. weiter bei Nucleus IV.
Nervus vago accessorius, S. 519.
Nervus vagus, S. 101, 153, 271, 274—313, 316, 345—352, 451. S. weiter Nucleus X
Nervus vestibularis, S. 101, 371, 385, 405, 415, 417; Fig. 170, 175, 191.
Netzapparat, innerer, siehe Innerer N.

Neunauge, siehe Petromyzon.
Neurit, S. 12, 16. Siehe auch pluriaxonale Neuronen, S. 25, 29.
Neurobiotaxis, S. 60—77; 9, 12, 22, 29, 105, 127, 136, 140, 193, 201, 203, 220, 232, 280, 284, 288, 291, 298, 305, 320, 325, 342, 387, 388, 414, 424, 425, 439, 440, 453, 481, 486, 507, 513, 516, 528, 531, 536, 550, 556, 560, 561, 573, 590, 594, 595 und Addenda.
Neuroblast, S. 29.
Neurofibrillen, S. 23, 26, 29, 30, 51; Fig. 16.
Neuroglia, S. 41, 42, 45—49; Fig. 31, 32.
Neurokeratinskelett, S. 28, 53.
Neuromasts, siehe Pitorgans.
Neuromuskularzellen, S. 10.
Neuronen, S. 30.
Neuronophagie, S. 46, 49.
Neuropilem, S. 32, 33; Fig. 25.
Neuroporus, S. 99.
Nidulus, S. 33.
Nissl'sche Körper, siehe Tigroïdsubstanz.
Nucleus, S. 33.
Nucleus III, S. 461, 468, 469, 556, 560; Fig. 209, 219.
Amphibien, S. 489.
Plagiostomen, S. 469, 470.
Reptilien, S. 499, 500, 501; Fig. 247, 248, 249, 250.
Säuger, S. 549—554; Fig. 293—298.
Teleostier, S. 485, 486; Fig. 236.
Vögel, S. 511, 512, 513, Fig. 261, 262.
Zyklostomen, S. 460.
Nucleus IV, S. 460, 468, 469, 556, 559; Fig. 208, 218.
Amphibien, S. 489.
Plagiostomen, S. 468.
Reptilien, S. 489, 499; Fig. 246, 249.
Säuger, S. 547—549; Fig. 290, 291, 292.
Teleostier, S. 283—285, 480; Fig. 231, 234, 235.
Vögel, S. 510, 511; Fig. 260.
Zyklostomen, S. 460.
Nucleus V, (mot.) S. 460, 468, 555, 558; Fig. 211, 217.
Amphibien, S. 489.
Plagiostomen, S. 468.
Reptilien, S. 497, 498; Fig. 244, 245.
Säuger, S. 545—547; Fig. 289 A, B.
Teleostier, S. 481—483; Fig. 232, 233.
Vögel S. 508, 509; Fig. 258.
Zyklostomen, S. 460.
Nucleus VI, S. 466, 467, 559; Fig. 216, 228.
Amphibien, S. 488, 489.
Plagiostomen, S. 467.
Reptilien, S. 496, 497; Fig. 243.
Säuger, S. 541,—545: Fig. 287, 288.
Teleostier, S. 480.
Vögel, S. 509, 510; Fig. 257, 259, 309.
Zyklostomen, S. 459.
Nucleus VII (mot.), S. 458, 460, 462, 464, 465, 466, 555; Fig. 207, 211, 215.
Amphibien, S. 487.
Plagiostomen, S. 465.
Reptilien, S. 495.
Säuger, S. 531—541; Fig. 276—283.
Teleostier, S. 477; Fig. 227, 228, 229, 241, 242.
Vögel, S. 507, 508; Fig. 257, 259.
Zyklostomen, S. 459.
Nucleus IX, S. 464—468, 494, 502, 503, 524—530, 555, 558; Fig. 215, 227.
Amphibien, S. 488.
Plagiostomen, S. 464
Reptilien, S. 494.
Säuger, S. 527.
Teleostier, S. 476.
Vögel, S. 503.
Nucleus X, S. 457, 458, 466; 502, 505, 506, 524—530, 554, 557; Fig. 203, 223, 225, 239, 251, 252, 256, 275.
Amphibien, S. 487.
Plagiostomen, S. 464.
Reptilien, S. 490.
Säuger, S. 524—529.
Teleostier, S. 476.
Vögel, S. 503—505.
Nucleus XI, S. 458, 475, 491, 492, 519—525, 554, 557; Fig. 213, 250, 270, 271 B, 272.
Nucleus XII, S. 490, 491, 501, 502, 556; Fig. 238 A, 239, 251, 256, 274, 275.
Amphibien, S. 487.
Plagiostomen, S. 463.
Reptilien, S. 490.
Säuger, S. 514, 515, 516; Fig. 265—270.
Teleostier, S. 472.
Vögel, S. 501.
Nucleus abducens S. 420. Siehe weiter Nucleus VI.
Nucleus accessorius, S. Nucleus XI.
Nucleus accessorius III, S. 511; Fig. 262. Siehe auch bei Edinger-Westphalsche Kerne.
Nucleus accessorius Roller, siehe Roller'scher Kern.
Nucleus ambiguus, S. 490, 493, 505, 506, 519, 520, 521, 523, 526, 527, 529, 530.
Nucleus angularis S. 402, 404, 410, 411, 412, 417, 422, 427, 438, 439; Fig. 184, 187, 188 B.
Nucleus anterolateralis Duval, siehe Duval'scher Kern.
Nucleus Bechterew, siehe Bechterewscher Kern.
Nucleus bigeminus, S. 407.
Nucleus Bischoffii, siehe Bischoffscher Kern.
Nucleus Cajal, siehe Cajalscher Kern.
Nucleus centralis inferior Roller S. 587.

Nucleus Commissurae infimae, S. 290, 293. 302: Fig. 131.
Nucleus commissuralis motorius Vagi, S. 312.
Nucleus Corporis restiformis Fig. 158.
Nucleus Corporis trapezoïdes, S. 413, 430, 431.
Nucleus cuneatus, S. 141, 143, 153, 165, 176, 213, 214, 215, 216, 339, 340, 418, 437, 597; Fig. 88, 111, 113, 114, 115.
Nucleus cuneatus externus, S. 213, 214, 216, 418, 419; Fig. 113.
Nucleus Deiters, siehe bei Deitersscher Kern.
Nucleus dorsalis magno-cellularis, S. 396; Fig. 180.
Nucleus dorso-medialis Johnston's, S. 371; Fig. 166.
Nucleus Edinger-Westphal, s. bei Edinger.
Nucleus facialis, S. Nucleus VII.
Nucleus facialis dorsalis, S. 313.
Nucleus fasciculi solitarii, S. 306, 312, 591.
Nucleus frontalis sensibilis trigemini, S. 326, 328, 329, 332, 339, 340, 349, 388; Fig. 150, 155, 161.
Nucleus funiculi anterioris, S. 587.
Nucleus funiculi lateralis, S. 142, 143, 233, 586; Fig. 311.
Nucleus funiculi teretis, S. 310; Fig. 142.
Nucleus glossopharyngei, S. Nucleus IX.
Nucleus gracilis, S. 141, 143, 153, 165, 167, 213, 214, 215, 216, 339, 340, 597; Fig. 88, 111, 113, 114, 115.
Nucleus hypoglossi, S. Nucleus XII.
Nucleus intercalatus Staderini, S. 301, 303, 309, 312, 347, 516, 526; Fig. 142.
Nucleus intermedio-lateralis, S. 194, 207.
Nucleus intermedius X—XII, S. 503, 504, 505; Fig. 251, 256.
Nucleus intermedius VII, S. 289
Nucleus interstitialis mesencephali, S. 583, 586, 592, 594.
Nucleus intratrigeminalis, S. 341.
Nucleus juxta-peduncularis, siehe Nucleus quadrangularis.
Nucleus laminaris, S. 402, 403, 411, 412, 413, 430, 440; Fig. 184, 243.
Nucleus lemnisci lateralis, S. 404, 431.
Nucleus loci coerulei, S. 583.
Nucleus magnocellularis dorsalis VIII, S. 401, 402, 403, 404, 409, S. 422, 423, 424, 425, 427, 438, 439, 440; Fig. 183.
Nuclei marginales, siehe Gaskell sche Kerne.
Nucleus medialis B von Monakow, S. 340.
Nucleus mesencephalicus V, S. 217, 317, 322, 341, 344, 350; Fig. 144, 147, 148, 150, 151, 152, 156, 157, 162.
Nucleus Monakow, siehe M.
Nucleus motorius reticularis, S. 387, 390.
Nucleus motorius tegmenti siehe Nucleus mot. reticularis.
Nucleus octavo-motorius anterior, S. 371, 372, 386, 574; Fig. 167, 168.
Nucleus octavo-motorius posterior, S. 372.
Nucleus oculomotorii, Siehe Nucleus III.
Nucleus paralemniscalis Kohnstamm's, S. 590, 594, 595.
Nucleus paramedianus, S. 598. Siehe auch Oliva interior.
Nucleus parasolitarius, S. 306; Fig. 140.
Nucleus Perlia, siehe Perliakern.
Nucleus piriformis, S. 408.
Nucleus praepositus Marburg, S. 519.
Nucleus princeps trigemini, siehe Nucleus frontalis sens. V.
Nucleus profundus me encephali, S. 381.
Nucleus quadrangularis, S. 407, 420.
Nucleus respiratorius, S. 587.
Nucleus reticularis Bechterew, S. 589; Fig. 314 A.
Nucleus reticularis diffusus, S. 587.
Nucleus reticularis dorsalis tegmenti Guddens, S. 590, 591.
Nucleus reticularis inferior, S. 575, 577, 578, 582, 584, 587, 593, 599; Fig. 298, 299, 302, 304, 308, 317 C.
Nucleus reticularis medius, S. 575, 577, 580, 583, 585, 593; Fig. 298, 300, 305, 309, 312.
Nucleus reticularis lateralis, siehe Nucleus funiculi lateralis.
Nucleus reticularis mesencephali, S. 576, 578, 581, 583, 593; Fig. 298.
Nucleus reticularis superior, S. 431, 576, 577, 578, 580, 583, 585, 588, 589, 593, 594; Fig. 298, 301, 302, 306, 313, 314, 315. Siehe auch Retikuläre Kerne.
Nucleus ruber, S. 181, 583, 585, 591, 592, 594; Fig. 307, 310.
Nucleus spinalis trigemini, siehe spinaler Trigeminuskern.
Nucleus spino-occipitalis, S. 456, 457, 463, 464, 470, 472–475; Fig. 202, 204, 205, 210, 212, 213.
Nucleus tangentialis, siehe Nucleus vestibularis ventralis.

Nucleus tegmentalis medialis, S. 390.
Nucleus trapezoides, Fig. 22.
Nucleus triangularis vestibularis (principalis, dorsalis), S. 309, 419, 420, 437; Fig. 158, 288, 192.
Nucleus trigemini, siehe Nucleus V.
Nucleus trochlearis siehe Nucleus IV.
Nucleus Vagi, siehe Nucleus X.
Nucleus ventralis VIII, S. 427. Siehe auch Nucl. magno-cellularis.
Nucleus ventro-lateralis Johnston's, S. 371; Fig. 166.
Nucleus vestibularis superior, S. 400.
Nucleus vestibularis ventralis, S. 132, 385, 386, 399, 405, 406, 417, 437, 573, 595; Fig. 175.
Nucleus vestibulo-cerebellosus, S. 406, 408, 420, 437; Fig. 186, 187 B.
Nukleïnsaure Salze, S. 67, 68.

O.

Oblongata, siehe Medulla oblongata.
Ochsenfrosch, siehe Rana mugiens (Sive catesbyana).
Octavussystem, S. 434—441. Siehe auch Lateralis und Octavussystem.
Amphibien S. 392—398. 445.
Ganoïden und Teleostier, S. 382—392, 444, 445.
Plagiostomen, S. 374—382, 444.
Reptilien, S. 398—404, 445, 446.
Säuger, S. 414—434, 446, 447, 448.
Überblick, S. 434—441.
Vögel, S. 404—414, 446.
Zyklostomen, S. 370—374, 444.
Oculomotoriuskern, siehe Nucleus III.
Oedipomidas oedipus, S. 174, 209, 210; Fig. 284.
Ohrkiemenloch, S. 101.
Oktavus, siehe Octavus.
Okzipitalnerven Fürbringer's, S. 115, 123, 133, 453.
Okzipito-spinalnerven, S. 123, 147, 453.
Oliva accessoria S, 430, 440.
Oliva inferior, S. 597—625. Siehe auch Hauptolive und Nebenolivensystem.
Amphibien, S. 601.
Holocephalen, S. 601.
Plagiostomen, S. 599, 600.
Säuger, S. 604—619.
Teleostier, S. 601.
Vögel, S. 601—604.
Zyklostomen S. 599.
Oliva superior, S. 397; Tafel III.
Amphibien, S. 395.
Reptilien, S. 403, 404; Fig. 241, 243.
Säuger, S. 430, 431, 534, 535; Fig. 278.
Vögel, S. 413, 414.
Ontogenese
des V Kerns, S. 546.
des VI Kerns, S. 542, 543.
des XI Kerns, S. 521—524.
der nervösen Elemente, S. 29.
der Oliva inferior, S. 613, 614; Fig. 324 A, B.
Onychogale, S. 341; Fig. 162, 278.
Opossum, S. 422.
Opsanus, S. 278.
Oralsinn Kappers', S. 333, 338.
Ornithorrhynchus, S. 184, 338.
Orthagoricus mola, S. 133, 138; Fig. 9 C; 67 B, C; 226 B.
Osmerus, S. 325.
Otokoniën, S. 379.
Otolithen, S. 366.
Ovales Feld, S. 208. Siehe auch Fasciculus sacralis postero-medialis.
Oxydasen, Addenda.

P.

Pacini'sche Körper, S. 156.
Palatumorgan, S. 285.
Papilla basilaris cochleae, S. 392, 394.
Papillae circumvallatae, S. 276, 277.
Papillae foliatae, S. 276.
Papillae fungiformes, S. 276, 277.
Papilla lagenae, siehe Lagena.
Parasympathisches System, S. 20. 195.
Pars postmauthneriana von Bartelmez, S. 390.
Passer domesticus. Fig. 186.
Pediculati, S. 138.
Pedunculi lobi inferioris hypothalami, S. 132.
Perca fluviatilis, S. 138, 484.
Perennibranchiaten, S. 370, 487.
Peribranchiale Nerven, S. 273.
Periduralraum, S. 166, 182.
Perigemmale Fasern, S. 275.
Perimeningeales Fettgewebe, S. 227.
Perineurium, S. 53, 54.
Periphere Geschmacktsleitung und Trigeminus, S. 313—316.
Peristetus, S. 138.
Periterminales Netzwerk, S. 40; Fig. 29 A.
Perivaskuläre Virchow-Robin'sche Raum, S. 47, 48, 224; Fig. 32.
Perliakern, S. 549, 551, 560; Fig. 293, 297.
Perlorgane, S. 368.
Peroxydasen Adenda.

Petromyzon, S. 34, 100, 112, 368; Fig. 119, 121.
Branchialnerven, S. 274, 275, 279; Fig. 123.
Dorsalzellen, S. 117.
Motorische Kerne, S. 456–461; Fig. 205 B 210 B
Müller'sche Fasern, S. 120.
Octavo-lateralissystem, S. 370–374.
Perimedullargewebe, S. 121.
Sensible Empfindungen, S. 120, 285.
Wurzelaustritte, S. 114, 115, 119, 120.
Pflügers Gesetz, S. 67.
Phagozytär Charakter der Glia, S. 225.
Phalangista, S. 220.
Phascolarctus, S. 220.
Phocaena, S. 516; Fig. 265, 319.
Phoca vitulina, S. 223, 341.
Photostatik, S. 111 217, 322.
Phylogenese der Oliva inferior (Zusammenfassung) S. 619, 620.
Physiologie des Geschmacks, S. 277, 279.
Physostomi, S. 138.
Pia mater, S. 182, 225.
Pigmentaugen, S. 109, 110, 111; Fig. 50—52.
Pigmente in Ganglienzellen, S. 26, 27.
Pinguin, Fig. 254.
Pitorgans (Neuromasts), S. 368.
Placenta cerebralis, S. 44; Fig. 438.
Plagiostomen, S. 49, 230, 231, 247, 248, 274, 276, 503.
Motorisches System, S. 463–471.
Octavo-lateralissystem, S. 374–382, 444.
Perimemedullares Gewebe, S. 133.
Rückenmark, S. 121–133, 247, 248.
Sensible Branchialnerven, S. 281–284, 356.
Trigeminus, S. 321–323, 360.
Plakodenzellen, S. 11, 14, 15, 29, 67. Siehe auch Sinnesnervenzellen.
Plasmodesmenlehre, S. 55, 56, 57.
Plathelminthen, S. 33.
Plektognathen, S. 133, 134, 135, 138.
Pleuronectidae, S. 138, 140, 293.
Plexus Auerbach und-Meissner, S. 22, 195.
Plexus chorioïdeus, S. 266, 352, Siehe auch Chorioïdepithel.
Plexus hypogastricus, S. 195.
Pluriaxonale Neuronen, S. 16, Fig. 10.
Polarisation, S. 11, 12, 22, 56, 57, 76, 77. Siehe auch Dynamische Polarisation.
Polydendritismus, S. 68, 69, 70.
Polyodon, S. 472.
Polyvalente transmittorische Neuronen, S. 572, 573.
Ponticuli interligamentarii, S. 182.
Portio major trigemini, S. 317, 323.
Portio minor trigemini, S. 323, 327, 330, 334, 343, 344, 351.
Positive Reflexe, S. 35.
Postchordales Rückenmark S. 122.
Postganglionäre Fasern, S. 20, 21.
Praeganglionäre Fasern, S. 19, 194, 195.
Praevertebrale Ganglien, S. 19.
Pratincola rubicola, Fig. 188.
Probst'sche Kommissur, S. 431.
Primitive Ganglienzellen, S. 11, 14, 30. Addenda.
Primitive Sensibilitätsleitung, S. 155.
Primitivste vitale Empfindungen, S. 34, 146, 322, 365.
Prionotus carolinus, S. 143, 278.
Processus reticularis, S. 207
Processus spinosi moniliformes, S. 13, 23.
Propriozeptive Reize Sherrington's, S. 1.
Proteus anguinus S. 10; Fig. 165 B.
Protometamere Assimilation, siehe Assimilation.
Protopathische Funktionen, siehe Vitale Sinne.
Protozoen, S. 1.
Prozentsatz der Pyramidenfasern im Halsmark, S. 222, 223.
Pseudochirus, S 220.
Purkinje'sche Zellen, siehe Zellen.
Putorius, S. 174, 209, 210.
Pyramidenbahn, S. 182, 193, 219, 220, 221, 222, 223; Fig. 116, 117, 118, 243, 244.
Pyramidenhinterstrang, siehe Pyramidenbahn.
Pyramidenkreuzung, S. 220, 222; Fig. 113, 114, 115, 116.
Pyramidenseitenstrang, siehe Pyramidenbahn.
Pyramidenvorderstrang, siehe Pyramidenbahn.
Pyramidenzellen, S. 16; Fig. 6, 12 b.
Pyrrolzellen, S. 43.
Python, S. 157.

Q.

Querläsion, S. 198; Fig. 101 B.
Querstand der Dendriten in einer Ebene, S. 12, 68, 69.
Im Rückenmark bei Petromyzon S. 12, 116, 125, 126.
von Purkinje'schen Zellen, S. 12, 116; Fig. 7.
Querstand von Gliafasern senkrecht zur Oberfläche, S. 121.

R.

Radix descendens trigemini, S. 323, 324, 326, 327, 328, 330, 332, 336, 337, 338, 339; Fig. 146, 149, 160.
Radix maxillo-mandibularis trigemini, S. 324, 328, 336, 337, 338, 339, 347, 348; Fig. 146.
Radix opthalmicus trigemini, S. 326, 328, 336, 337, 338, 339, 347, 348; Fig. 146.
Radix sensibilis mesenceph. trigemini, S. 323—329, 330, 333, 341, 342, 343, 347, 348; Fig. 144b, 145.
Raja circolaris, S. 130; Fig. 66.
Raja clavata, Fig. 217.
Rami communicantes, S. 19, 138, 151, 194; Fig. 100.
Ramus, siehe auch Nervus.
Ramus auricularis N. Vagi, S. 305, 346.
Ramus descendens hypoglossi, S. 502.
Ramus internus XI, S. 505.
Ramus laryngers XII der Vögel, S. 502.
Ramus mandibularis internus, S. 314, 338.
Ramus maxillaris, S. 338, 343.
Ramus maxillo-mandibularis V, S. 317, 318, 319, 321, 324, 343, 345; Fig. 145, 146.
Ramus ophthalmicus trigemini, S. 317, 318, 319, 320, 323, 343, 345; Fig. 145.
Ramus petrosus superficialis major, S. 314.
Rana mugiens (sive catesbyana), S. 147, 174, 395; Fig. 73, 74 AB, 75, 76 AB, 133, 134, 180.
Randkerne, siehe Gaskell'sche Kerne.
Randzone eines Dermatoms, S. 201.
Randzone von Waldeyer oder Lissauer, siehe Zona marginalis.
Raniceps, S. 385.
Ranvier'sche Schnürringe, S. 27, 49; Fig. 20.
Raphekern, S. 518.
Recessus lateralis, S. 266.
Reduktion der Branchialgegend bei Kranioten, S. 273, 274, 345.
Reduktion der somato-sensiblen Komponenten der Branchialnerven, S. 284, 345.
Reduktion des vorderen Rückenmarkabschnittes, S. 133—137; des hinteren Rückenmarksabschnittes, S. 133.
Reflexbahn von Coghill und Herrick, S. 146, 147.
Reflexbogenbildung, S. 72.
Reflex (sensitivo-motorisches), S. 125, 128, 140; Fig. 63.
Regenwurm, S. 11, 27.
Reissner's Faser S. Faden, S. 121, 132, 133, 156, 224.
Reiz, S. 1.
  Eigenreiz, S. 1, 3.
  Fremdreiz, S. 1, 3.
Reizbarkeit, S. 1, 4, 7.
Reizinnerungsvermögen, S. 4.
Reizleitungsfähigkeit, S. 1, 4, 7, 40, 50, S. auch S 28, 73—81, Addenda.
Reiz-rezeptorische Funktion der Diplosomen, S. 29, Addenda.
Reizverknüpfungsmögligkeit, S. 1.
Reptilien, S. 153, 157—166, 235, 236, 237, 251, 252, 276.
  Motorisches System, S. 489—501.
  Octavo-lateralissystem, S. 398—404, 445, 446.
  Rückenmark, S. 157—166. 251, 252.
  Sensible Branchialnerven, S. 298—302, 357, 358.
Remak'sche Fasern, S. 49.
  Amphibien, S. 581, 621, 622.
  Reptiliën, S. 581—584.
  Säuger, S. 586—593.
  Teleostier, S. 578—581.
  Vögel, S. 584—586.
Retikuläre Kerne, S. 572—597, 621, 622.
Retikuläre Zellen, S. 457, 519; Fig. 204.
Rhombencephalon, S. 267. Siehe weiter Medulla oblongta.
Rhombus, S. 484.
Riechgrube Kölliker's S. 99.
Riechnervenzellen, Fig 1.
Riesenzellen, siehe Kolossalzellen.
Rindenknoten, S. 289, 290, 296; Fig. 131.
Rodens, S. 138.
Rohon'sche Zellen siehe Zellen von Rohon.
Roller'sche kern, S. 518, 519; Fig. 269.
Rückenmark, S. 98—266.
  Amphibien, S. 145—157; 250, 251.
  Amphioxus, S. 99—112, 245, 246.
  Ganoiden und Teleostier, S, 133—145. 248, 249, 250.
  Homologon bei Wirbellosen, S. 99.
  Plagiostomen, S. 121—133, 247, 248.
  Postchordales — von Sterzi, S. 122.
  Reptilien, S. 157—166, 251, 252.
  Säuger, S. 182—228, 254—264.
  Vögel, S. 166—182, 252, 253, 254.
  Zyklostomen, S. 112—121, 246, 247.

S.

Sacculus, S. 379, 381, 385, 442.
Saccus communis, S. 373, 379.
Saccus endolymphaticus, S. 156.
Saccus vasculosus, S. 6.
Salamander, S. 293.
Salmo fario, S. 138; Fig. 69.

Salmo salar, S. 138, 385.
Sarkolemna, S. 39; Fig. 28
Säuger, S. 182—224, 239—244, 254—263, 276.
Motorisches System, S. 513–553.
Octavussystem, S. 414–434, 447, 448.
Rückenmark, S. 182—228, 254–263.
Sensible Branchialwurzeln, 305–313, 358, 359.
Trigeminus, S. 335—345, 362.
Saurier, S. 276.
Savi'sche Bläschen, S 366, 369, 374.
Schafembryo, Fig. 271.
Schaltneuronen, S. 572, 573, 143.
Schaltung, S. 3, 13.
Schaumstruktur Bütschli's, S. 52.
Schildkröte, S. 157, 158, 164, 236, 276; Fig. 79, 240 A.
Schlangen, S. 157, 158, 160, 164, 165, 236; Fig. 78.
Schleife.
laterale —: siehe Fasciculus longitudinalis lateralis.
mediale —, S. 153, 155, 165, 176, 216, 236, 243; Fig. 111, 112, 113.
— und Edinger'sche Bahn, S. 153.
Schlundganglion, S. 32, 33.
Schnecken, S. 7, 13
Schultze'sches Kommabündel, S. 208; Fig. 118.
Schwann'sche Scheide, s. Zellen, S. 27, 28, 29, 35, 49—54; Fig. 21, 33.
Schwanz und Gleichgewicht S. 390.
Schwanzkern, S. 176; Fig. 88.
Schwanzverkümmerung, S. 183, 184, 214.
Scorpaena, S. 138.
Scyllium canicula, S. 330; Fig. 41, 64, 65, 169, 170, 316 A.
Segmentierung, S. 98, 126, 127, 161.
der Haut bei Amphibien. S. 151; Fig. 76 A, B.
der Haut bei Plagiostomen, S. 127.
der Haut bei Repilien, S. 162; Fig. 81.
der Haut bei Säugern, S. 185, Addenda.
der Haut bei Vögeln, S. 172; Fig. 86.
der Muskel bei Säugern, S. 190.
des Rückenmarkes der Vögel, S. 167.
des Rückenmarkes der Säuger, S. 197—202.
Sehpurpur, S. 29.
Sehzellen, S. 6, 7, 8, 9; Fig. 3, 50, 51, 52.
Seitenlinien, S. 368.
Seitenorganplakoden, S, 364; Fig. 164.
Seitenplatten, S. 270.
Seitenstrang, S 130, 141, 164; Fig. 70.
Seitenstrang Grundbündel, siehe Assoziationsbahnen.
Sekretorische Funktion der Glia, S. 225.
Sekundäre Anosmie und Ageusie, S. 315, 316.
Sekundär sensible Bahn Edinger's, Siehe Edingersche Fasern und Tractus spinobulbaris cruciatus.
Selache maxima, Fig. 219.
Selektivität der neurobiotaktischen Prozesse, S. 70—73.
Sensibilität, S. 143, 155, 165.
Sensible Wurzeln des VII, IX, X, S. 274—313.
Sensible Zervikalhöcker, S. 136, 141, 142.
Sensitivo-motorische Kollateralen, S. 153, 164, 207; Fig. 110.
Sensitivo-motorische Reflexdendriten, S. 125, 128, 140; Fig. 63.
Septum mediale posticum, S. 297.
Siluroiden, S. 276, 278, 285, 286—293, 382—391, 386; Fig. 127, 130, 173, 224 B.
Sinn.
Chemischer, S. 111, 112, 120.
Diskriminations —, S. 155, 210, 211, 212.
Epikritischer —, siehe Gnostischer Sinn.
Gnostischer —, S. 121, 155, 211, 212.
Muskel —, S. 120, 146, 155, 211, 212.
Optischer —, S. 111, 120.
Protopathischer —, siehe Vitale Sinne.
Schmerz —, S. 112, 120, 155, 210.
Stereognostischer —, S. 3, 212, 350.
Tast —, S. 111, 155, 212.
Temperatur —, S. 111, 120, 155, 210.
Tiefen —, S. 156, 211, 212.
Vitaler —, S. 3, 34, 35, 146, 155, 182, 201, 205, 210, 211, 365.
Sinneshaare, S. 6, 9.
Sinnesnervenzellen, S. 5—9, 14, 15, 29, 30; Fig. 1, 2, 3.
von Edinger und Stendell, S. 109.
von Tretjakoff, S. 121.
Sinneszellen, 5, 7, 9, 10, 11, 29, 30, 365; Fig. 4, 165.
Simia satyrus, S. 194.
Sinushaare, S. 336; Tafel 1.
Sinus lumbalis, S. 345.
Sinus lumboïdalis sacralis, S. 167; Fig. 83 A. B.
Siren, S. 165.
Sohlenplatte, S. 39.
Sorex vulgaris, S. 210, 336.
Spheniscus, S. 303.
Spinale Trigeminuskern, S. 143, 153, 178, 205, 206, 322, 329, 333, 339, 340, 349; Fig. 111, 113, 114, 115.
Spinale Trigeminusreflexe, S. 479.
Spinalganglien-zellen, S. 13, 14, 15; Fig. 8, 9.
Amphibien, S. 151.
Amphioxus, S. 105.
Plagiostomen, S. 126; Fig. 61, 65.
Reptilien. S. 162.

Säuger, S. 196.
Teleostier, S. 140.
Vögel. S. 173.

Spinax, S. 129.
Spindelzellkern, siehe Nucleus octavo-motorius anterior.
Spino-mesenzephale Fasern bei Amphibien, S. 155, 235. Siehe auch Vitale Projectionsbahn und Edingersche Fasern.
Spino-okzipitale Zellsäule, siehe Nucleus spino-occipitalis.
Spino-okzipitalnerven, S. 115, 122, 123, 453, 554.
Spino-oliväre Fasern, S. 131.
Spino-zerebelläre Fasern, S. 155, 180, 206, 207, 235.
Spinnzellen, S. 132.
Spongien, S. 1.
Spongioblasten, S. 45, 58.
Stäbchen der Retina, S. 7; Fig. 3.
Stäbchenzellen, S. 49, 224; siehe auch Wanderglia.
Staderini'scher Kern, siehe Nucleus intercalatus.
Stammfortsatz, S. 13.
Statische Innervation, S. 120, 132.
Statozyste, S. 367.
Stelopodiale Muskeln, S. 475.
Stereognosis, S. 3, 212, 349, 350.
Stilling'scher Kern, S. 206, 241.
Stimulogene Fibrillation Bok's, S. 63, 64, 108, 412, 453.
Storch, siehe Ciconia alba.
Strangfaser, S. 147, 229, 231.
Strangzellen, S. 129, 142, 143, 146, 155, 158, 160, 172, 179, 180; Fig. 72 B, 77.
Strausz, S. 167, 168; Fig. 83 B, 87.
Streifen von Hensen. Fig. 162 C.
Striae medullares acusticae, S. 430
Striae Monakow, S. 429.
Stützgewebe, siehe Hüllgewebe.
Substances attractives, S. 58, 59.
Substantia gelatinosa centralis, siehe Subst. gliosa centr.
Substantia gelatinosa Rolando, S. 99, 178, 202, 203, 204, 205, 240, 329, 339, 349; Fig. 88 A, 105, 106, 107, 111, 113.
Substantia gliosa centralis, S. 204.
Substances repoussantes, S. 58, 59.
Sulcus dorsolateralis, S. 186.
Sulcus limitans, S. 145, 167, 185, 268. 573.
Sulcus spiralis, Fig. 165 C.
Symbranchus, S. 138, 484.
Sympathische Ganglienzellen, S. 19—24; Fig. 13, 14, 15.
Sympathische Ganglien der Oblongata, S. 271.
Sympathisches System, S. 12.
Amphibien, S. 151, 154.
Amphioxus, S. 106, 452.
Plagiostomen, S. 230.
Reptilien, S. 160
Säuger, S. 193—196.
Teleostier, S. 232.
Vögel, S. 171, 172.
Sympathischer Vaguskern, S. 528.
Sympathische Wurzelzellen, S. 137.
Synaps, S. 75—77.
Synchrone Korrelation, S. 72.
Syngnathus, S. 138.
Synzytiales Charakter des Nervensystems, S. 30, 52.
Syrinx, S. 502.

T.

Tabestheorie von Redlich, S. 50.
Talpa, S. 215, Fig. 264 C.
Tamandua, S. 309, 341, 517.
Tangentialkern Cajal's, S. 374.
Tastflecken, S. 370.
Tastmenisci, S. 35; Fig. 27 A.
Tastsinn, S. 111, 155, 279, 529.
Tastzellen von Merkel, S. 9.
Taube, S. 167; Fig. 83 A.
Taxis, S. 65, 68. Siehe auch Chemo-, Galvano-, Neurobio-taxis.
Taxonomie, S. 471.
Tectum opticum, S. 16, 105, 131, 381, 390, 398, 403; Fig. 11 A, 432, 448. S. auch Doch des Mittelhirnventrikels.
Tegmentum, S. 387.
Tektale Fasern, S. 132.
Teleostier, S. 105, 133—145, 156, 231—234, 248—250.
Octavolateralissystem, S. 382—392, 444, 445.
Sensible Branchialnerven, S. 284—293, 356, 357.
Trigeminus, S. 323—326, 360.
Siehe auch Ganoïden und Teleostier.
Telodendrion, S. 12.
Temperatursinn von Amphioxus, S. 111.
Terminaisons en panier, S. 38.
Tetrodon, S. 133, 138, 139, 140; Fig. 230.
T-förmige Teilungen, S. 14, 117, 119.
Theorie des Reflexkreises v. Bok, S. 72, 73.
Tiefensinn, S. 156, 210, 211.
Tigroidsubstanz, S. 6, 10, 12, 13, 23, 24, 25, 29, 67; Fig. 15, 17, 18 und Addenda.

Tigrolyse, S. 25; Fig. 17.
Tinca tinca, S. 286; Fig. 128, 129, 224 A.
Torpedo, S. 137, 369.
Torus semicircularis, S. 381, 390, 391, 398, 403.
Tractus, siehe auch Fasciculus.
Tractus bulbo-mesencephalicus, S. 397; Fig. 180.
Tractus cerebello-motorius cruciatus et rectus, S. 131, 388.
Tractus cerebello-tegmentalis siehe, Tractus cerebello-motorius.
Tractus cochleo-cerebellaris, S. 408, 411 und Addenda.
Tractus cortico-spinalis, siehe Pyramidenbahn.
Tractus Deiters descendens S. 418.
Tractus Helweg, siehe Dreikantenbahn.
Tractus lamino-mesencephalicus, S. 412.
Tractus mammillo-tegmentalis dorsalis, S. 591.
Tractus mesencephalo-cerebellaris dorsalis, S. 483; Fig. 235.
Tractus octavo-motorius cruciatus, S. 131, 381, 390, 397, 474, 481; Fig. 180.
Tractus octavo-motorius rectus, S. 131, 381, 390, 397; Fig. 180.
Tractus octavo-spinalis cruciatus, S. 380.
Tractus octavo-thalamicus et hypothalamicus S. 381; Fig. 420, 421.
Tractus quinto-frontalis, S. 333, 350.
Tractus quinto-mesencephalicus, S. 333.
Tractus rubro-spinalis, S 181, 193, 591, 592; Fig. 118, 238, 243.
Tractus spino-bulbaris cruciatus, S. 142, 180, 235, 238, 241; Fig. 91.
Tractus spino-cerebellaris, S. 131, 143, 165, 211, 216, 217, 218, 238, 241, 242, 328; Fig. 174.
Tractus spino-hypothalamicus, S. 216.
Tractus spino-mesencephalicus, S. 142, 155, 180, 207, 216, 238; Fig. 76, 165. S. auch Edingersche Fasern.
Tractus spino-olivaris Goldstein S. 598.
Tractus spino-olivaris Helweg S. 218, 242, 598; Fig. 118.
Tractus tecto-bulbaris, S. 62, 474, 486; Fig. 34 B.
Tractus tecto-spinalis, S. 172, 181, 238, 243.
Tractus vestibulo-spinalis lateralis cruciatus, S. 132, 143, 144, 172, 181, 401, 474.
Tractus vestibulo-spinalis medialis. S. 144, 172, 181, 243, 401.
Transient ganglioncells, siehe bei Hinterwurzeln, intramedzellen.
Trigeminus, siehe Nervus trigeminus.
Trigeminusareal des Menschen, Fig. 159.
Trigeminus-Exstirpation, S. 310, 315.
Trigeminus-schleife, S. 326, 329, 339, 340, 350; Fig. 161.
Trigla hirundo, S. 134, 138, 141, 142, 143; Fig. 67 A
Tritonlarve, S. 146, 293.
Trochleariskern, siehe Nucleus IV.
Trophospongien, S. 13, 26, 49; Fig. 20.
Trophozyten von Holmgren, S. 26, 49; Fig. 20.
Tropidonotus, S. 162.
Tropismen, S. 9, siehe Taxis.
Trutta iridea, S. 6.
Tuberculum acusticum, S. 404, 422, 426, 427, 439; Fig. 197. Siehe auch Tuberculum staticum und Nucleus angularis.
Tuberculum impar facialis, S. 287, 289; Fig. 129.
Tuberculum staticum S. 371, 374–378; Fig. 169, 170.
Turdus, S. 405.

U.

Ueberblick über die Organisation und progressive Entwicklung des Rückenmarkes, S. 228—245.
Dito über die Branchialnerven, 345–351.
Dito über das octavo-lateral Systeem, 434—441.
Ueberdeckung von Dermatomen, S. 127, 151, 162, 199, 200, 201; Fig. 76, 81, 104.
Ueberdeckung von Myotomen, S. 191.
Uebersicht über das motorische System der Oblongata und des Mittelhirns, S. 554—562.
Uebersicht über die retikulären Kerne, S. 593—597, über die Oliva inferior, S. 619.
Ungekreuzte Strangfasern, S. 119, 144.
Unipolarität, S. 13.
Urhirn, S. 99.
Urodelen, S. 156, 393.
Ursus malayanus, S. 209, 210.
Utriculus, S. 379, 385, 442.

V.

Vaguskern, siehe Nucleus X.
Valvula cerebelli, S. 391.
Varanus Salvator, S. 300, 301; Fig. 137, 240 D, 242, 250.

Vater-Pacini'sche Körperchen, S. 29, 37, 237.
Vegetatives System, S. 196.
Ventraler Vestibulariskern, siehe Nucleus vest. ventri.
Ventrale Wurzeln, siehe: Vorderwurzeln.
Ventriculus Arantii, S. 266.
Ventriculus Krause, S. 184.
Ventriculus posterior, S. 101.
Ventriculus quartus, S. 100, 167, 266, 267, 273, 345
Ventriculus rhomboïdalis, siehe Ventrikulus quartus.
Verbindung der Neuronen, S. 55.
Verknüpfung der nervösen Elemente, S. 30—33; Fig. 22, 23, 24
Verkürzung der Dendriten, S. 73, 74; Fig. 37.
Verlagerung der Nervenzellen, S. 57, 58, 59. Siehe auch Neuroobiotaxis.
Verlängertes Mark von Amphioxus, S. 101.
Verlängerung der Achsenzylinder, S. 73, 74; Fig. 37.
Vermis cerebelli, S. 218; Fig. 403, 404.
Vertebrale Ganglien, 19.
Vesperugo, S. 341, Fig.
Vestibulärapparat, S. 31, 367.
Amphibien, S. 394, 395.
Ganoiden und Teleostier, S. 385—390.
Plagiostomen, S. 378—380.
Reptilien. S. 399.
Säuger, S. 420, 421.
Vögel, S. 405—410.
Zyklostomen, S. 373.
Vibrationsorgane, S. 369, 434.
Virchow-Robin'scher Raum, siehe Peri vaskuläre —.
Viscerale Muskulatur, siehe Branchiale Muskulatur.
Viscerale Zellsäule, S. 457, 458.
Visceralplatte des Coeloms, S. 450.
Viscero-motorische Fasern, siehe Hinter-Wurzeln und Vorderwurzeln.
Viscero-sensible Fasern, siehe Hinter- und Vorderwurzeln.
Viscero- und Somato-motorische Zellsäulen.
Plagiostomen, S. 466—468.
Zyklostomen, S. 456—461.
Vitales Korrelationszentrum, S. 205, 206, 241.
Vitale Projektionsbahnen, siehe Edinger'sche Fasern und Tractus spino-mesencephalicus
Vitale Sinne, S. 3, 34, 35, 146, 155, 182, 201, 205, 210, 211, 365.
Vögel, S. 166—182, 237, 238, 252, 253, 254.
Motorisches System, S. 501—513.
Octavussystem, S. 404—414, 446.
Reflextiere, S. 174, 176.
Rückenmark, S. 166—182, 252, 253, 254.
Sensible Branchialnerven, S. 302—305, 358.
Trigeminus, S. 331—335, 361, 362.
Vorderer Geschmackskern siehe Rindenknoten.
Vorderhörner im Rückenmark.
Amphibien, S. 150.
Plagiostomen, S. 124, 125.
Reptilien, S. 236.
Säuger, S. 191—194. Fig. 94—99.
Teleostier, S. 136, 137.
Vögel, S. 168, 170, 237. Fig. 84.
Vorderstrang, S. 131.
Vorderstrang-Grundbündel, siehe Assoziationsbahnen.
Vorderwurzeln (oder Ventrale Wurzeln).
Amphibien, S. 149, 151, 153, 234; Fig. 73.
Somato-motorische Fasern, S. 151.
Viscero-motorische Fasern, S. 151.
Amphioxus, S. 102, 103, 228.
sensible Fasern, S. 104.
In der Oblongata, S. 269.
Plagiostomen, S. 124, 230.
somato-motorische Fasern, S. 128.
viscero-motorische Fasern, S. 126.
Reptilien, S. 158, 236; Fig. 79.
Somato-motorische Fasern, S. 161.
Viscero motorische Fasern, 161.
Säuger, S. 187, 239. 240.
Sympathische Fasern, S. 193.
Teleostier, S. 137, 232.
Elektrische Zellen, S. 137.
Viscero-motorische Fasern, S. 137.
Vögel, S. 168, 238.
Zyklostomen, S. 229.
Ursprungszellen, S. 115.
Viscero-motorische Fasern, 116.
Vorderwurzelzellen, S. 16; Fig. 85.
Gruppierung bei Vögel, S. 168, 170; Fig. 84.
Gruppierung bei Säuger, S. 185, 191, 192; Fig. 94—99.
Migration, S. 170.

W.

Wanderzellen, S. 46.
Weber'sches Gesetz. S. 4.
Weiße Substanz im Rückenmark.
der Plagiostomen, S. 125.
der Säuger, S. 186, 187, 209; Fig. 118.
Willen, S. 2, 3. Siehe auch Entelechie.
Würmer, S. 11, 12, 13, 32, 41.
Wurzelfasern des Sympathicus, siehe Praeganglionäre Fasern.
Wurzel- und Kernverlagerung, S. 515 und Tafel III.
Wurzeln, siehe Nervenwurzeln.

Z.

Zapfen der Retina, S. 7; Fig. 3.
Zellen.
Amakrinen s. Anaxonen —, siehe Amakrinen.
Apolare —, siehe A.
Arkyochrome —, S. 24.
Bischofsstabs —, siehe B.
Clarke'sche —, siehe Clarke'sche Säule.
Deiters'zellen, S. 379.
Ependym —, S. 44, 45. Siehe auch beim E.
Glia —, siehe G.
Gliakammer —, S. 46.
Gryochrome —, S. 24.
Haar —, siehe H.
Hör —, siehe H.
Horizontal —. S. 16; Fig. 10.
Innere Struktur der Ganglien —, S. 23–30.
— von Joseph, siehe Lichtzellen.
Karyochrome —, S. 24.
Kolossal —, siehe K.
Kommissur —, siehe K und Commissur.
— von Lenhossek, S. 118, 158, 161, 162, 171, 236, 422, 524; Fig. 85.
von Mauthner siehe M.
Mitral —, siehe M.
Muller'sche Zellen siehe M.
Pfeiler —, Fig. 165 C.
Purkinje'sche —, S 12, 16; Fig. 7, 328.
Pyknomorphe —, 24.
Pyramiden —, siehe P.
Pyrrol —, S. 43.
Retikuläre —, siehe R.
Robon-Beard'sche —, S. 38, 138, 139, 140, 145, 146, 151, 162, 229, 234, 317, 318, 321, 327, 350; Fig. 72 A. B.
Schwann'sche —, siehe S.
Sinnes —, siehe S.
Stäbchen — siehe S.
Sympathische —, S. 19, 20, 21, 22, 23; Fig 13, 14, 15.
Vorderwurzel —, siehe V.
Wander —, S. 46.
Zellkern siehe Nucleus.
Zellplexus, S. 32.
Zentralkanal, S. 102, 160.
Zentralorgane, S. 32—49.
Zentrosomen, S. 6, 9, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 22, 23, 29, 30 und Addenda. Fig. 4b, 9A, B, 12, 15.
Zephalisation, S. 120, 131, 144, 233.
Zetazeeën, S. 185, 187, 203, 213, 222, 277, 347.
Zeus, S. 385.
Zitteraal, siehe Gymnotus electricus.
Zoarces vivipara, S. 138
Zona marginalis, S. 151, 202, 203, 240.
Zunahme der Hinterstränge bei größeren Tieren, S. 208, 209, 210.
Zyklostomen, S. 38, 49, 229, 230, 246, 247, 508.
Motorisches System, S. 456–463.
Octavo-lateralis system, S. 370–374, 444.
Rückenmark, S. 112–121, 246, 247.
Sensible Branchialnerven, S. 279, 280, 281, 355.
Trigeminus, S. 319–321, 366.
Siehe auch Petromyzon und Myxinoiden.
Zyprinoïden, S. 278, 285, 286—293, 368; Fig. 128, 129, 131.

AUTOREN-REGISTER.

A.

Achúcarro, S. 48, 81, 182, 225.
Adamkiewitz, S. 263.
Agassiz, S. 564.
Agduhr, S. 29, 38, 40, 41, 81, 191, 254.
Aguerre, S. 81.
Ahlborn, S. 355, 444, 562.
Alcock, S. 81.
Alexander, S. 414, 415, 446.
Algeri, S. 260.
Allen, S. 38, 81, 113, 246, 342, 343, 344, 362.
Allis, S. 353, 444.
Amabilino, S. 314, 359.
Ambronn, S. 28, 78, 81.
Anderson, S. 91, 259.
Antoni, S. 81.
Apathy, S. 23, 30, 51, 81.
Argutinsky, S. 254.
Aristoteles, S. 4.
Arnstein, S. 94.
Aronson, S. 263.
Asplund, S. 263.
Athanassio Benisty, S. 254.
Athias, S. 82.
Aubrey Mussen, S. 568.
Auerbach, S. 22, 31, 83, 254.
Ayers, S. 83, 246, 370, 444, 463.

B.

Bach, S. 568.
Baginsky, S. 446.
Ballowitz, S. 249.
Banchi, S. 158, 162, 166, 164, 247, 251.
Bancroft, S. 65, 83.
Barany, S. 446.
Bardeen, S. 263.
Barrat, S. 65, 85.
Bartelmez, S. 31, 83, 144, 388, 389, 392, 444, 574, 579, 580, 594.
Basler, S. 254.
Bath, S. 276, 354.
Batten, S. 208.
Bayern, L. F. von, S. 570
Beard, S. 126, 138, 140, 145, 146, 248.
Beccari, S. 66, 83, 117, 158, 161, 172, 246, 252, 300, 357, 361, 388, 392, 393, 395, 400, 402, 404, 421, 444, 445, 446, 447, 452, 492, 524, 564, 566, 581.
Bechterew, S. 194, 305, 358, 568, 574, 587, 589.
Bechthold, S. 50.
Beck, S 568.
Behr, S. 83.
Belogolowy, S. 543.
Bender, 314, 356, 358, 359.
Benjamins, S. 379, 414, 443, 444, 445, 447.
Bergen, S. 83.
Berger, S. 48.
Bergmann, S 257, 430.
Berkelbach van der Sprenkel, S. 286, 287, 382, 384, 391, 444, 475, 478, 524, 564.
Bernard, S. 7, 83.
Bernhardt, S. 254.
Bernheimer, S. 551, 552, 553, 568.
Bethe, S. 51, 83, 93.
Beule (de), S. 568.
Biach, S. 204, 254.
Bielschowsky, S. 30, 83, 108.
Biervliet (van) S. 25, 67, 83, 568.
Bilharz, S. 137, 249.
Billingsley, S. 211.
Bindewald, S 327.
Bing, S. 254.
Binswanger, S. 48, 254
Biondi, S. 27, 334, 358, 509, 512, 513, 567.
Birge, S. 250.
Bischoff, S. 216, 254, 568.
Black, S. 113, 273, 321, 458, 461, 462, 469, 472, 487, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568.

Blackfan, S. 227, 264.
Blake, S. 352.
Blik, S. 254.
Blauwkuip, S. 255.
Blumenau, S. 418.
Bochenek, S. 337, 362.
Boedeker, S. 552.
Boeke, S. 6, 9, 19, 29, 39, 40, 41, 50, 51, 52, 83, 84, 100, 109, 110, 194, 245, 275, 363.
Boer (de) S. 41, 84, 127, 162, 194, 200, 201, 254 und Addenda.
Bojanus, S. 157, 566.
Bok, S. 63, 64, 72, 73, 84, 108, 179, 334, 358, 361, 404, 408, 409, 411, 412, 446, 451, 452, 453, 454, 502, 509, 510, 512, 548, 559, 567, 573 und Addenda.
Bolk, 142, 185, 187, 190, 192, 197, 198, 199, 200, 201, 249, 254, 255, 336, 475, 524.
Boll, S. 9, 84.
Borchert, S. 125, 248, 255.
Botezat, S. 40, 84.
Bouman L, S. 47.
Boveri, S. 50.
Braafladt, S. 84.
Brandis, S. 302, 358, 361, 404, 446, 502, 511, 567.
Bradley, S. 566.
Braeuning, S. 355.
Brailowsky, Addenda.
Braus, S. 52, 84.
Brautigam, S. 255.
Bregmann, S. 222, 223, 255, 337, 362.
Bremer, S. 40, 84, 542, 568.
Breuer, S. 338.
Broek (van den), S. 194, 255.
Brouwer, S. 127, 151, 155, 162, 165, 173, 198, 199, 201, 208, 210, 211, 212, 227, 248, 249, 250, 252, 253, 255. 362, 420, 447, 512, 549, 550, 552, 553, 567, 568, 616, 617, 623, 624.
Brouwer und Quix, S. 447.
Brown Sequard, S. 211.
Bruce, S. 192, 193, 255, 305, 358, 420.
Brücke, S. 41, 84, 255, 566, Addenda.
Brun, S. 305, 309, 358.
Brunner, S. 565, 606, 624.
Bruns, S. 315, 359.
Bruckley, S. 357.
Budgett, S. 65, 68, 91.
Bühler, S. 16, 29, 84.
Bunge, S. 86.
Büngner, S. 52.
Büntschli, S. 115.
Bunzl Federn, S. 568.
Burckhardt, S. 138, 250
Burdach, S. 141, 143, 153.
Burlet (de), S. 185, 255.
Burrows, S. 53, 84.
Butler, S. 2.
Bütschli, S. 52, 562, 563, 565, 566.
Buzzard, S. 256.

C.

Cahjer, S. 564.
Cajal (Ramon Y) S. 16, 20, 21, 22, 23, 39, 48, 56, 57, 58, 59, 67, 70, 72, 94, 132, 153, 158, 164, 166, 172, 178, 179, 181, 203, 205, 206, 252, 253, 261, 302, 305, 327, 343, 358, 360, 361, 385, 404, 405, 406, 407, 411, 412, 413, 417, 420, 427, 444, 446, 447, 481, 500, 505, 511, 512, 515, 519, 536, 567, 570, 573, 574, 583, 584, 585, 592, 598, 624.
Cameron, S. 24.
Cannien, S. 352,
Caparelli, S. 84.
Cappelletti. S. 203, 264.
Carlson, S. 84.
Carpenter, S. 19, 50, 85, 255, 543.
Cathelin, S. 264.
Cattaneo, S. 85.
Cattani, S. 28, 53.
Ceccherelli, S. 85.
Chandler, S. 44, 85.
Chanvet, S. 255.
Chase, S. 85.
Chladni, S. 442.
Chvostek, S. 226, 264.
Clarke, S. 255.
Claude, S. 255
Coehn, S. 65, 85.
Coggi, S. 85.
Coghill, S. 72, 145, 146, 147, 250, 294, 314, 357.
Cole, S. 281, 314, 355, 356.
Collier, S. 256.
Collins, S. 194, 256, 260.
Conel, S. 85, 255.
Conger, S. 445.
Corning, S. 566.
Cowdry, S. 24, 25, 26, 67, 79, 85.
Cox, S. 85.
Cramer, S. 568.
Cunes, S. 256.
Cunningham, S. 185, 256, 564.
Cushing, S. 85, 227, 264, 310, 315, 336, 359.

D.

Da Fano, S. 85.
Dahlgren, S. 138, 249.
Dammerman, S. 6.
Dana, S. 256, 315, 359.
Dandy, S. 227, 264.
Darkschewitsch, S. 512, 549, 568, 592.
Davies, S. 256, 262, 315, 359.
Deelman, S. 172, 173, 253.
Dees, S. 568.
Deganello, S. 393, 395, 397, 445.
Dehler, S. 22, 29, 85.
Deineka, S 85.
Deiters, S. 218.
Déjérine, S. 256.
Dekhuyzen, S. 50.
Delprat, S. 315, 359.
Delsman, S. 99, 245.
Dendy, S. 121, 132, 246, 256.
Dewey, S. 43, 85.
Dexler, S. 185, 256, 568.
Dietz, S. 476, 564.
Disse, S. 50, 85.
Dixon, S. 314, 359.
Dogiel, S. 21, 35, 85, 86, 106, 112, 196, 245, 363.
Dohrn, S. 99.
Donaggio, S. 23, 86.
Donaldson, S. 256, 344, 362.
Dräsecke, S. 187, 256.
Droogleever Fortuyn, S. 5, 10, 11, 33, 86, 245, 323, 471, 472, 479, 564.
Drüner, S. 565.
Dutour, S. 256.
Dusser de Barenne, S. 41, 86, 194, 200, 205, 206 und Addenda.
Dustin, S. 56, 57, 86.
Duval, S. 253, 519.

E.

Eberth, S. 86.
Ecker, S 361, 445, 565.
Eckhard, S. 151, 152, 251.
Economo, S. 568.
Edgeworth, S. 343, 563, 564, 565, 566.
Edinger, S. 109, 130, 142, 165, 222, 223, 245, 246, 248, 249, 251, 252, 253, 257, 352, 355, 358, 364, 387, 392, 417, 444, 445, 446, 447, 500, 512, 553, 558, 562, 623.
Eger, S. 185, 256.
Elders, S. 191, 257.
Elze, S. 542.
Engel, S. 352.
Engelmann, S 9, 86.
Erb, S. 221, 222.
Essick, S. 403, 613, 624.
Eurich, S. 86.
Ewald, S. 441, 442, 447.
Ewart, S. 281, 314, 356, 375.

F.

Fabritius, S. 34, 86, 171, 211, 212, 257.
Farrar, S. 264.
Fauré—Fremiet, S. 25.
Fedeli, S. 257.
Findley, S. 86.
Finkelberg, S. 569.
Fixsen, S. 353.
Flechsig, S. 131, 208, 217.
Flemming, S. 86.
Foettinger, S. 246.
Forel, S. 305, 358.
Forsmann, S. 58, 86.
Förster, S. 86, 257.
Frank, S 257.
Franssen, S. 257.
Franz, S. 257, 383, 483, 564.
Frazier, S. 264.
Frenkel, S. 180, 253.
Freud, S. 246.
Frey (von), S. 257.
Friedländer, S. 176, 180, 181, 253.
Fritsch, S. 137, 138, 139, 249.
Frommann, S. 50, 87.
Froriep, S. 19, 319, 346, 352, 364, 515, 569.
Fürbringer, S. 115, 123, 124, 133, 297, 461, 464, 487, 491, 562, 566.
Fürst, S. 8.
Fusari, S. 106, 247.
Fuse, S. 309, 310, 358, 447, 544, 569.

G.

Gabris, S. 193, 257.
Gad, S. 251.
Gadow, S. 567.
Gaetano, S. 314, 359.
Galeotti, S. 42, 87.
Gans, S. 222, 257.
Garten, S. 9, 87.
Gasiorowsky, S. 87.
Gaskell, S. 99, 160, 161, 252, 269.
Gassner, S. 65, 87.

Gaupp, S. 7, 147, 251, 294, 361, 393, 445, 565.
Gegenbauer, S. 98, 157, 183, 184, 245, 247, 248, 251, 252, 257, 356, 357, 358, 369, 370, 443, 545, 562, 564, 565, 566, 569.
Gehuchten (van), S. 8, 14, 17, 23, 87, 138, 140, 142, 144, 162, 164, 171, 172, 193, 249, 251, 252, 253, 257, 258, 358, 417, 447, 536, 569.
Gemelli, S. 40, 87.
Genderen Stort (van) S. 9, 87.
Gérard, S. 94.
Gerry S. 91.
Giacomini, S. 38.
Giulliani, S. 252.
Göbel, S. 441, 442.
Goetsch, S. 25.
Goldmann, S. 42, 43, 44, 87, 227, 264.
Goldscheider, S. 258.
Goldschmidt, S. 451.
Goldstein, S. 2, 87, 218, 220, 258, 517, 518, 569, 570, 598, 624.
Golgi, S. 26, 27, 87, 182, 258, 569.
Goll, S. 141, 143, 153.
Gombault, S. 258.
Gourewitsch. S. 87.
Göthlin, S. 27, 28, 78, 87.
Goudsmit, Addenda.
Gowes, S. 131, 184, 218.
Grabower, S. 87, 569.
Grandry S. 29, 50, 87.
Gray, S. 418, 421, 443, 446, 447.
Greeley, S. 67, 87.
Green, S. 314, 359.
Grimm, S. 252.
Grossman, S. 569.
Grünberg. S. 442.
Gudden (von) S. 569.
Guillain, S. 260.
Guldberg, S. 185, 258.
Gurewitsch, S. 88.
Gurwitsch, S. 88.

H.

Häcker, S. 258.
Häggquist, S. 88, 258.
Haller (Bela), S. 134, 138, 249, 484.
Halliburton, S. 88
Hamaker, S. 12, 88.
Hamburger, S. 12, 88.
Hammer, S. 149, 250, 294, 357, 393, 395, 445.
Hardesty, S. 251, 258, 441, 447.
Hardy, S. 66, 67, 88.
Harman, S. 569.
Harrison, S. 53, 70, 88, 138, 447.
Hartmann, S. 353,
Hataï, S. 15, 17, 18, 29, 88.
Hatschek S. 100, 185, 203. 245, 258, 418, 420, 447.
Hawkes (Merrit), S. 281.
Hayama, S. 312, 538, 539, 571.
Head, S. 35, 88, 95, 112, 196, 201, 210, 258, 261.
Heidenhain, S. 88.
Held, S. 9, 18, 28, 29, 30, 47, 48, 50, 51, 52, 56, 57, 70, 78, 81, 88, 89, 225, 264, 367, 427, 442, 447.
Helmholtz, S. 78, 441, 443.
Helweg, S. 258
Hensen, S. 55, 89, 392, 441, 442.
Hepburn, S. 191, 258, 569.
Herbet, S. 258.
Hering, S. 2, 4.
Heringa, S. 29, 36, 37, 50, 51, 52, 89.
Hermann, S. 66, 79, 89.
Herrick (C. J.), S. 89, 137, 142, 143, 144, 147, 155, 249, 258, 269, 278, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 294, 296, 314, 316, 326, 327, 344. 353, 355, 356, 357, 362, 393, 395, 445, 475, 564, 576, 581.
Hertwig, S. 5, 10, 89, 449.
Herwerden (van), S. 24, 88.
Hess. S. 352.
Hesse, S. 89, 109, 245.
Heuser, S. 352.
Heymans, S 245.
Hill, S. 227, 264.
Hiraiwa, S. 508, 567.
Hirose, 308, 309, 358.
His, S. 55, 56, 89, 108, 154, 258, 264, 352, 534, 613, 624.
Höber, S. 79.
Hochstetter, S. 185, 258.
Hoevell (van), S. 373, 414, 490, 496, 497, 545, 574, 577, 578, 581, 582, 584, 588, 589.
Hofers, S 368, 392, 443.
Hoffmann, S. 160, 451, 452, 454, 461, 466.
Holm, S. 461, 562.
Holmes (Gordon), S. 208, 258, 393, 403, 409, 419, 422, 445, 446, 447, 616, 618, 624.
Holmgren (E), S. 16, 24, 26, 29, 89, 249 und Addenda.

Hooker, S. 89, 90.
Hornbostel, (von) S. 433.
Hörschelmann, S. 353.
Horsley, S. 206, 217, 218, 258, 261, 262, 342, 343.
Horst (van der), S. 60, 61, 133, 136, 289, 325, 383, 463, 464, 465, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 563, 565.
Horton Smith, S. 151, 154, 251.
Hösel, S. 340, 362.
Houser, S 376, 444.
Hovy, S. 165, 173, 186, 209, 258.
Huber, S. 90.
Hudovernig, S. 312, 518, 569.
Huet, S. 483, 562, 564.
Hughes, Addenda.
Hulles, S. 342, 362.
Hworestochin, S. 90, 352.

I.

Ikegami, S. 569.
Imamura, S. 90.
Imhof, S. 253.
Ingvar, S. 79, 167, 176, 180, 218, 253, 258, 269, 273, 416, 417, 420, 428, Addenda.

J.

Jacobson, S. 207, 258, 312, 530, 574, 588.
Jacquet, S. 258.
Jäderholm, S. 90.
Jelgersma, S. 511.
Jenkins, S. 612.
Johnston, S. 29, 34, 71, 90, 103, 105, 106, 113, 114, 138, 140, 245, 247, 248, 249, 269, 275, 279, 280, 318, 322, 327, 330, 342, 353, 355, 360, 361, 366, 371, 372, 374, 376, 443, 444, 445, 450, 461, 462, 599, 623.
Joris, S. 90.
Joseph, S. 101, 245, 363.
Juge, S. 565.
Justchenko, S. 259.

K.

Kadyi, S. 259, 264.
Kahler, S. 201.
Kaiser, S. 193, 259.
Kalberlah, S. 248.
Kallius, S. 90.
Kankeleit, S. 608, 624.
Kaplan, S. 218, 259, 447, 569.
Karplus, S. 216, 259.
Katsunuma, Addenda.
Kato, S 90, 447.
Kehrer, S. 360.
Key, S. 54, 90, 227, 264, 352.
Killian, S 566.
King, S. 220, 222.
Kingsbury, S. 294, 357, 393, 445.
Kiyoyasu Mariu, S. 388, 445.
Kleinenberg, S. 10, 55, 90.
Klessens, S. 200, 259, Addenda.
Klein (de) S. 417.
Klinkhardt, S. 444.
Kohn, S. 259.
Kohnstamm, S. 306, 308, 312, 341, 358, 497, 569, 574.
Kölliker, S. 38, 90, 99, 112, 156, 160, 170, 249, 252, 253, 259, 264, 305, 338, 358, 362, 422, 447, 531, 549, 569, 587, 589, 598, 604, 624.
Kolmer, S. 7, 8, 9, 23, 26, 29, 90, 117, 247.
Kolster, S. 16, 90, 138, 144, 249.
Kolzenberg, S. 259.
Kooy, S. 48, 90, 222, 264, 403, 599, 600, 601 - 616.
Köppen, S. 153, 251.
Kosaka, S. 305, 308, 312, 342, 343, 344, 358, 361, 362, 501, 502, 503, 517, 519, 527, 530, 567, 569.
Koschewnikoff, S. 151.
Köster, S. 315, 360, 539.
Krämer, 226, 259, 264.
Krause, S. 111, 184, 245, 246, 314, 315, 360, 523.
Krebs, S. 90.
Kreibich, S. 90.
Kreidl, S. 447.
Kühne, S. 156.
Kuiper, S, 259.
Kupffer (von) S. 99, 138, 245, 346, 352.
Kutchin, S. 105, 106, 112, 245, 272, 363.

L.

Laborde, S. 311, Addenda.
Lacchi, S. 182, 253.
Landacre, S. 353, 357, 445.
Lange (S. de) S. 157, 159, 160, 218, 252, 361, 446, 486, 490, 565, 566, 585, 623.
Langerhans, S. 90. 91, 100, 246, 272.
Langley, S. 19, 20, 41, 90, 194, 195, 259, Addenda.
Lantermann, S. 28, 53.

Laycock, S. 2.
Lefébure, S. 91.
Legendre, S. 91.
Leidler, S. 418, 447.
Lenhossek, (von) S. 16, 29, 74, 75, 91, 112, 118, 124, 125, 129, 132, 145, 158, 161, 170, 171, 182, 202, 208, 222, 223, 253, 259, 260.
Leontowitch, S. 91.
Lesbre, S. 520, 524.
Levi (E.), S. 50.
Levi (G.), S. 15, 53, 91, 96, 127, 151, 162, 247, 248, 249, 251, 252, 253, 260.
Lewandowsky, S. 218, 223, 227, 260, 264, 308, 340, 358, 362, 418, 447.
Lewèwre, S. 566.
Lewis, S. 12, 13, 91, 445, 612.
Lewy, S. 26, 91, 447, 448, 497.
Leidig, S. 276, 353, 354, 368, 445.
Lier (van) S. 88.
Lissauer, 202, 260.
Loeb, S. 65, 67, 68, 91.
Loeper, S. 42, 44, 91.
Londen (van) S. 342, 362.
London, S. 9, 29, 92.
Lorenzini, S. 369.
Löwenthal, S. 260.
Löwy, S. 418.
Löwschin, S. 25.
Lubosch, S. 567, 569.
Lucacs, s. Addenda.
Luce, S. 48.
Lugaro, S. 58, 92, 193, 260.
Luna, S. 358.
Luschka, S. 42, 44, 92, 266, 352.
Lussana, S. 315, 360.
Lynch, S. 81.

M.

Macallum, S. 25, 66, 92.
Maccabruni, S. 92.
Mac Cann, S. 26.
Macclure, S. 92.
Mac Donald, S. 25, 66, 92.
Mac Nalty, S. 206, 217, 218, 261.
Magendie, S. 44, 266, 352.
Magnus, S. 91, 259, 448.
Man (de), S. 566.
Mangold, S. 443.
Mann, S. 16, 29, 92, 142, 216.
Mansfeld, S. 92. und Addenda.
Marburg, S. 260, 338, 519, 530.
Marchi, S. 260.
Marcora, S. 92.
Marenghi, S. 48, 144, 247, 250.
Margulies S. 260.
Marie, S. 260.
Marinesco, S. 58, 92, 536, 570, Addenda.
Martin, S. 140, 144, 172, 250, 253, 570.
Martynoff, S. 92.
Mattauschek, S. 264.
Mauthner, S. 31, 130, 144, 166, 250, 374.
Mawas, S. 48, 92, 225.
Maxwell, S. 67, 91.
May, S. 342, 343.
Mayer, S. 25, 260.
Mayser, S. 445, 565, 623.
Mc. Murrich, S. 565.
Meek, S. 352.
Meissner, S. 22.
Melle (van), S. 311, 358.
Menten, S. 25, 66, 92.
Merkel, S. 9, 92, 276, 354.
Merzbacher, S. 92.
Mesdag, S. 272, 358, 411, 446, 510, 512, 548, 567.
Mestrezat, S. 265.
Meyer, S. 44, 92, 362, 448,
Michailow, S. 92.
Minea, S. 58, 518, 569.
Mingazzini, S. 214, 518, 570, 598.
Misch, S. 93.
Misslawski, S. 587.
Mivart, S. 566, 567.
Moeli, S. 254, 260.
Monakow, S. 213, 218, 306, 340, 360, 362, 418, 419, 448.
Mönckeberg, S. 93.
Moodie, S. 393, 445.
Moore, S. 27.
Morat, S. 193, 260.
Mott, S. 93, 217, 260, 265.
Müller (Erik), S. 65, 93, 112, 121, 132, 144, 194, 246, 248, 250.
Müller-Hettlingen, S. 65, 93.
Mullenix, S. 443.
Münnich. S. 78.
Münzer, S. 181.

N.

Nadayde, S. 570.
Nagel, S. 355.
Nageotte, S. 48, 53, 93, 225, 260.
Nansen, S. 112, 118, 247.
Neal, S. 126, 562, 563.

Neeff (de), S. 258, 260.
Nemiloff, S. 93.
Neumayer, S. 260.
Nicholls, S. 121, 132, 156, 196, 247, 248, 256, 260.
Nicholson, S. 93.
Nicolaï, S. 78, 93.
Nieuwenhuyse, S. 260.
Nissl, S. 10, 93.
Nonne, S. 48.
Norman Clive, S. 93.
Norris, S. 294, 296, 357, Addenda.
Nussbaum, S. 93

O.

Obersteiner, S. 93, 208, 218, 226, 260, 265, 549, 587, 603.
Onufrowicz, S. 193, 194, 260.
Oort, S. 414, 415, 448.
Oppel, S. 294, 353, 354, 570.
Oppenheim, S. 260, 310.
Osawa, S. 567.
Oudendal, S. 30, 31, 93.
Overton, S. 27.

P.

Pacetti, S. 537, 570.
Pacini, S. 93, 156, 162.
Paladino, S. 48, 93, 225.
Pansini, S. 38.
Papinian, S. 518, 570.
Parhon, S. 517, 518, 570.
Parker, S. 93, 109, 110, 111, 120, 246, 247, 278, 279, 316, 355, 363, 368, 392, 442, 443 und Addenda.
Parsons, S. 570, 571.
Pellizi, S. 42, 44, 93, 94, 352.
Perlia, S. 549, 551, 553, 560, 570.
Perroncito, S. 40, 94.
Pesker, S. 92.
Pétren, S. 142, 211, 212, 216, 261.
Pettit, S. 94.
Pflüger, S. 67.
Pfüller, S. 369, 445.
Philippe, S. 258.
Philips, Addenda.
Piccolomini, S. 430.
Piper, S. 392, 442, 443.
Pirie, S. 207, 261.
Pitres, S. 257.
Platt, S. 272, 451, 452, 454.
Plaut, S. 265.
Plessen (von), S. 357, 489, 566.
Ploschko, S. 94.
Polara, S. 84.
Ponzio, S, 94.
Popper, S. 186, 261.
Poulton, S. 277, 354.
Prenant, S. 94.
Prentis, S. 94.
Prévost, Addenda.
Probst, S. 343.
Purkinje, S. 12, 16.

Q.

Quincke, S. 227, 265.

R.

Rabinowitz, S. 357, 489, 566.
Rabl, S. 18, 94.
Raffaele, S. 94.
Ramon y Cajal, siehe Cajal.
Ramsay Hunt, S. 310, 360.
Ranson, S. 35, 44, 85, 94, 205, 210, 261.
Rathery, S. 25.
Rauber, S. 94.
Rawitz, S. 277, 354, 516.
Redlich, S. 50.
Rehm, S. 265.
Reichert, S. 38.
Reiner, S. 227, 265.
Reissner, S. 121, 132, 156, 247.
Retzius, S. 5, 9, 10, 11, 16, 21, 33, 34, 38, 45, 54, 90, 94, 95, 102, 103, 105, 113, 121, 140, 144, 164, 172, 182, 227, 246, 247, 248, 250, 252, 253, 264, 266, 352, 353, 354, 366, 373, 379, 385, 393, 421, 443, 562.
Reveley, S. 220, 221, 261.
Rezzonico, S. 28, 53.
Rio Hortega (del), S. 18, 29, 95.
Ritter, S. 95.
Riva, S. 95.
Rivers, S. 210, 258, 261.
Roaf, S. 27.
Robin, S. 47, 48.
Rogers, S. 12, 96.
Rohde, S. 52, 95, 106, 112, 246.
Rohon, S. 138, 140, 145, 146, 151, 162.
Roller, S. 519, 587.
Rollet, S. 38, 162.
Romanoff, S. 570.
Rosenzweig, S. 261.
Rossi, S. 58, 95.
Rossolymo, S. 261.

Rothert, S. 95.
Rothig, S. 113, 273, 294, 319, 321, 355, 357, 393, 395, 461, 462, 486, 489, 521, 560, 562, 566.
Rothmann, S. 308, 359.
Ruffini, S. 95, 261.
Ruge, S. 532, 533, 567, 570.
Rutz, S. 433.
Rijnberk (van), S. 127, 140, 194, 200, 201, 248, 250, 261, 263.

S.

Sabin, S. 265, 612, 624.
Sachs, S. 38, 162.
Sala, S. 154, 309, 417.
Salusbury, S. 261.
Salvy, S. 265.
Sanchez, S. 26, 95.
Sanders, S. 461.
Sandmeyer, S. 153, 154, 182, 251, 253, 261.
Sänger, S. 182.
Sano, S. 149, 170, 193, 205, 251, 253, 261.
Sargent, S. 138, 248, 250.
Savi, S. 366, 369.
Schacherl, S. 248.
Schäfer, S. 25, 29.
Schaffer S. 95, 252, 261, 262, 598.
Schaper, S. 2, 52, 95.
Scheer, (van der), S. 262.
Schellenberg, S. 65, 95,
Schepman, S. 335, 376, 378, 386, 393, 397, 402, 404, 408, 411, 417, 421—423, 428.
Schiefferdecker S. 95.
Schilling, S. 355, 444, 563.
Schläpfer, S. 42, 95.
Schlesinger, S. 4, 18, 420, 447.
Schneider, S. 7, 95.
Schnitzler, S. 227, 265.
Scholl, S. 262.
Schoondermark, S. 262.
Schottmüller, S. 265.
Schreiner, S. 133, 250, 565.
Schroeder van der Kolk, S. 265, 352.
Schultze, S. 95, 368.
Schuzo-Kure, S. 570.
Schwalbe, S. 570.
Schwann, S. 27, 28.
Schwarz, S. 270, 357.
Sclavunos, S. 251.
Scott, S. 23, 24, 95.
Sedgwick, S. 52.
Semon, S. 2, 4.
Sfameni, S. 95, 96.
Shambaugh, S. 441, 443.
Sheldon, S. 278, 316, 353, 355.
Sherren, S. 210, 258.
Sherrington, S. 1, 25, 34, 71, 76, 77, 96, 104, 112, 151, 152, 193, 199, 201, 251. 259, 262, 278, 291, 314, 360, 553, 571,
Shimada, S. 160, 252.
Shimazono, S. 253, 408.
Siemerling, S. 552, 570.
Sievers, S. 433.
Sihler, S. 38, 39, 96.
Simpson, S. 222, 262.
Singer, S. 253, 262.
Sinn, S. 446.
Sjövall, S. 96.
Slinger, S. 262.
Smallwood, S. 12, 96, 251.
Smith (Horton), S. 151, 154, 251.
Smith (J. A.), S. 471.
Scottas, S. 256.
Sparvoli, S. 172, 254.
Spielmeyer, S. 51, 52, 96.
Spiller, S. 262.
Spina, S. 227, 265.
Staderini, S. 309, 312, 359.
Stahr, S. 277, 354.
Stannius, S. 287, 357, 565.
Starr, S. 201, 553.
Stefanelli, S. 34, 96, 252.
Steinach, S. 151, 154. 251.
Steinmann, S. 368, 392.
Stendell, S. 103, 109, 137, 246, 382, 391, 445.
Stern, S. 262
Sterzi, S. 112, 113, 121, 122, 126, 133, 144, 145, 156, 42, 166, 182, 227, 247, 248, 250, 251, 252, 254, 265, 444, 563, 623.
Stewart, S. 616, 618, 624.
Stieda, S. 248, 254.
Stilling, S. 184.
Stokes, S. 422, 424, 425, 448.
Stort, siehe v. Genderen Stort.
Strasser, S. 96.
Strausz, S. 168.
Streeter, S. 168, 170, 173, 175, 176, 179, 182, 184, 196, 254, 265, 314, 352, 359, 548, 570, 613.
Stricht (van der), S. 15, 17, 245, und Addenda.
Strong, S. 294, 314, 357, 361, 445.
Strongman, S. 26, 96
Strümpell, S. 262.

Studnicka, S. 42, 138, 139, 247, 248, 250.
Stülp, S. 570.
Stuurman, S. 262, 305, 312, 359, 517, 570, 571.
Sundwall, S. 43, 96.
Sutherland Simpson, S. 220.
Swammerdam, S. 156.

T.

Tagliani, S. 138, 250.
Teding van Berkhout, S. 262.
Tello, S. 96, 384, 385, 386, 445, 474, 481.
Testut, S. 262.
Thanhofer, S. 96.
Theunissen, S. 471, 565.
Thilo, S. 565.
Thomas, S. 256, 308, 359, 417.
Thompson, S. 258.
Thorburn, S. 201.
Tiesing, S. 563.
Tigerstedt, S. 262.
Tinel, S. 262.
Todd, S. 520, 524.
Tos (Giglio), S. 362.
Toyofuku, S. 536.
Tozer, S. 104, 112, 553, 571.
Tretjakoff, S. 23, 71, 96, 109, 113, 114, 116, 117, 118, 119, 121, 247, 272, 319, 320, 356, 360, 372, 374, 444, 457, 459, 461, 555, 559, 563, 574, 575.
Trigt (van), S. 162, 163, 201, 252.
Trotter, S. 262.
Tsuchida, S. 500, 547, 548, 549, 551, 552, 571.
Tuckerman, S. 276, 277, 354, 355.
Tumbelaka, S. 306, 307, 359.
Türkheim, S. 251.

V.

Valenciennes, S. 564.
Valentin, S. 45.
Valkenburg (van) S. 212, 262, 320, 322, 326, 330, 337, 338, 339, 341, 342, 343, 344, 360, 361, 362, 537, 546, 547, 548, 571.
Vater, S. 29, 96.
Velde, (van der) S. 96.
Veratti, S. 30, 96, 448.
Vermeulen, S. 184, 262, 263, 304, 312, 511, 516, 520, 523, 524, 525, 526, 547, 554, 571.
Vernon, Addenda.
Versluys, S. 567.
Verworn, S. 96.
Vetter, S. 563, 565.
Vignal, S. 96.
Vincenzi, S. 448.
Virchow, S. 47, 48.
Vitali, S. 34, 97.
Vloet, (van der) S. 263.
Voit, S. 414, 448.
Vogt, C. S. 564.
Voorhoeve, S. 599.
Vries, (E. de) S. 186, 187, 209.
Vulpian, S. 263.

W.

Waldeyer, S. 97, 193, 202, 263.
Wallenberg, S. 129, 131, 132, 144, 153, 181, 182, 216, 248, 251, 296, 297, 311, 314, 315, 321, 326, 333, 334, 337, 340, 341, 357, 360, 361, 362, 380, 381, 387, 390, 395, 412, 413, 444, 445, 446, 474, 481, 515, 565.
Walree (van), S. 447.
Walther, S. 567.
Waterston, S. 191, 258, 569.
Wayenburg (van), S. 278, 316, 355, 359.
Weed, S. 85, 226, 227, 263, 265, 352, 371, 612, 624.
Wegefarth, S. 85.
Weigert, S. 97.
Weigner, S. 314, 359.
Wertheim Salomonson, S. 263, 315.
Westphal, S. 571.
Westling, S. 571.
Wiedersheim, S. 353, 361, 445, 565, 566.
Wiener, S. 181.
Wilder, S. 352.
Willems, S. 343, 344, 362, 545, 559, 571.
Williams, S. 601, 623.
Windle, S. 571.
Wingate, S. 520, 524.
Winkler, S. 47, 97, 200, 201, 208, 218, 223, 263, 359, 362, 417, 420, 427, 428, 448, und Addenda.
Wintrebert, S. 2, 52, 97.
Wittmaack, S. 442, 443, 446.
Wlassak, S. 97.
Wolff, S. 23, 30, 97, 103, 104, 108, 246.
Wolfstein, S. 306, 358, 569.
Worthington, S. 319, 356, 370, 444, 463, 563.
Wreden, S. 97.

Wijhe (van), S. 100, 101, 104, 106, 246, 271, 272, 318, 357, 360, 450, 451, 452, 564.

Y.

Yagita, S. 305, 308, 312, 313, 358, 501, 502, 517, 525, 536, 538, 539, 558, 567, 569, 571.
Yoshi, S. 442, 443.
Yoshimura, S. 97, 601, 623.

Z.

Zanda, S. 226, 265.
Zeehandelaar, S. 165, 176, 215, 216, 252, 254, 263, 597.
Ziegler, S. 265.
Ziehen, S. 214, 216, 263, 352, 604, 616, 624.
Zsigmundy, S. 52.
Zwaardemaker, S. 315, 355, 360, 448.

DIE VERGLEICHENDE ANATOMIE DES NERVENSYSTEMS DER WIRBELTIERE UND DES MENSCHEN

VON

Dr. C. U. ARIËNS KAPPERS

Direktor des holländ. Zentral-Institutes f. Hirnforschung, Amsterdam

I. ABSCHNITT:

Die histologischen Elemente und deren Anordnung; Vergleichende Anatomie des Rückenmarkes und der Medulla Oblongata

MIT 326 FIGUREN IM TEXT UND 3 FARBIGEN TAFELN

HAARLEM
DE ERVEN F. BOHN
1920

VERLAG VON DE ERVEN F. BOHN, HAARLEM

BOLK, Prof. Dr. LOUIS, Das Cerebellum der Säugetiere. Eine vergleichend anatomische Untersuchung. Mit 3 Tafeln und 183 Textfiguren. *f* 10.—

BUCK, Dr. D. de, Traité de thérapeutique physiologique, 2me éd. Revue et augmentée . . . . . *f* 4.40

BUNING, Dr. E. J., Die Diphtheriekrankheit, das Wesen, die Ursache und die Behandlung mit Heilserum. Eine Kritik . . . . *f* 1.—

DROOGLEEVER FORTUYN, Dr. Æ. B., Vergleichende Anatomie des Nervensystems. Erster Teil: Die Leitungsbahnen im Nervensystem der wirbellosen Tiere. Mit 116 Abbildungen im Tekst. . *f* 12.50

FOCK, Doctor L. C. E. E., Versuch einer rationellen Behandlung des Kropfs (Struma). Mit 14 Abbildungen im Text. . . . . *f* 0.60

FOLIA NEURO-BIOLOGICA, internationales Zentralorgan für die gesamte Biologie des Nervensystems, herausgegeben von Dr. C. U. Ariëns Kappers und Prof. Dr. G. van Rijnberk. Jedes Heft wird einzeln berechnet.

HAREN NOMAN, Prof. Dr. D. VAN, Casuistique et diagnostic photographique des maladies de la peau. Avec 60 planches, 10 Livraisons *f* 47.50, in Mappe *f* 50.—

HERMANIDES, Dr. S. R., Les affections parasyphilitiques. Dédié à Monsieur Alfred Fournier. Avec une préface des Drs. S. Mendes da Costa et C. Winkler, professeurs à la faculté de médecine d'Amsterdam. 2 tomes . . . . . *f* 17.—

———, Bekämpfung der ansteckenden Geschlechtskrankheiten als Volksseuche . . . . . *f* 2.—

PEL, Prof. Dr. P. K., Die Krankheiten der Leber, der Gallenwege und der Pfortader, auf Grund eigener Beobachtungen. Ein Buch für practische Aerzte. Mit 4 Abb. und 3 Tafeln . . . . . *f* 6.—

STOKVIS, Prof. B. J., Leçons de pharmacothérapie. Traduction française des Drs. D. de Buck et L. de Moor. Revue et augmentée par l'auteur. 3 tomes, avec 27 figures . . . . . *f* 38.—

VELDE, Dr. TH. H. VAN DE, Ueber den Zusammenhang zwischen Ovarialfunction und Menstrualblutung und über die Entstehung des sogenannten Mittelschmerzes. Mit 17 lithographischen Kurven. *f* 2.80

WINKLER, Prof. Dr. C., l'Intervention chirurgicale dans les epilepsies. *f* 1.40

———, Opera Omnia. 5 Bände und 2 Atlanten . . . . *f* 45.—

———, Manuel de Neurologie, Tome 1, l'Anatomie du Système nerveux. 185 gravures. . . . . *f* 13.—

Der 2. Band erscheint im Laufe dieses Jahre.